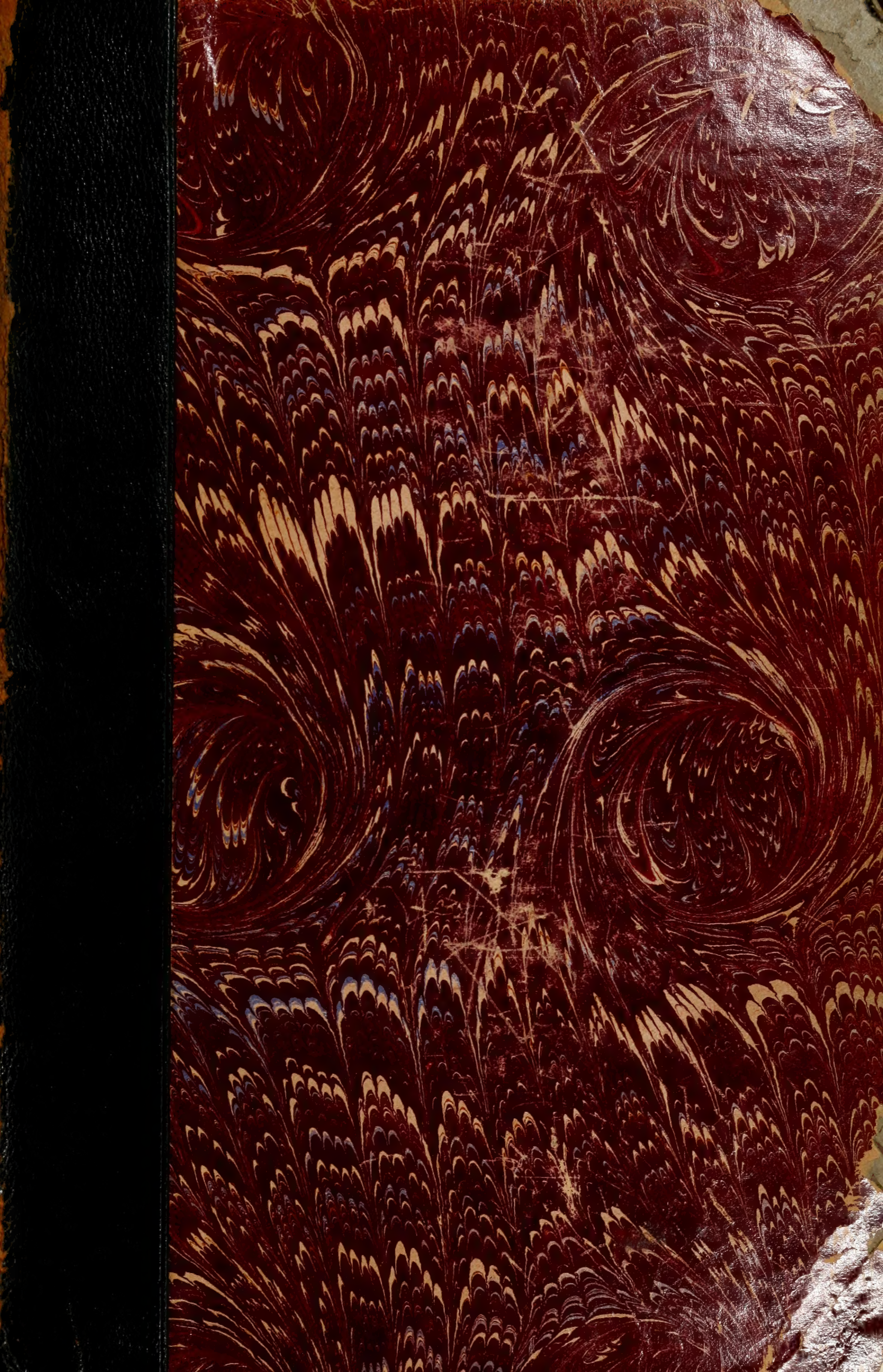
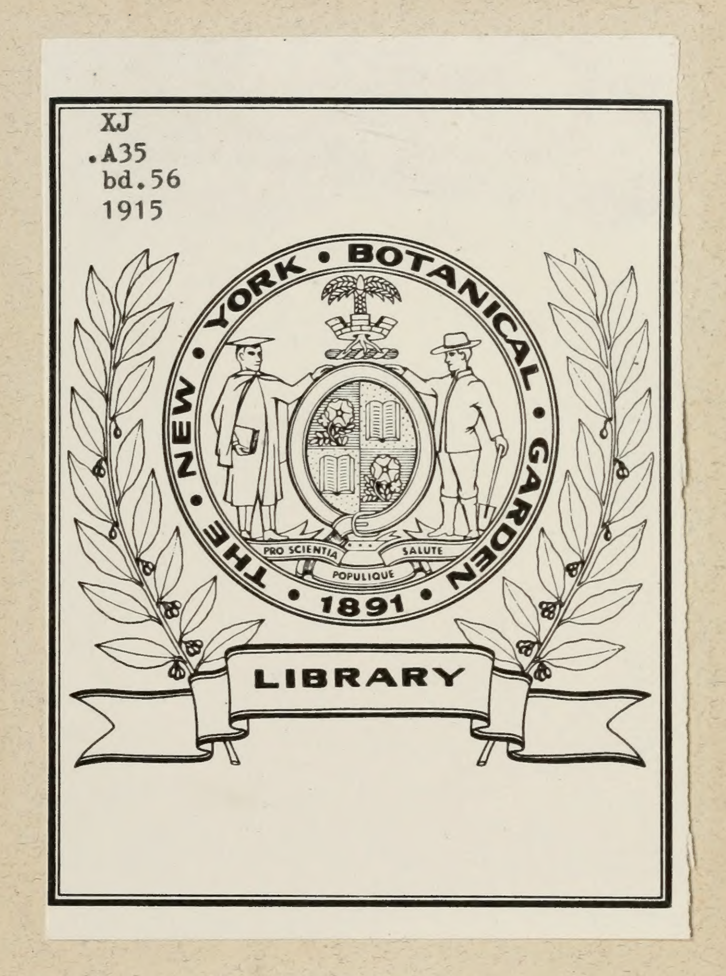
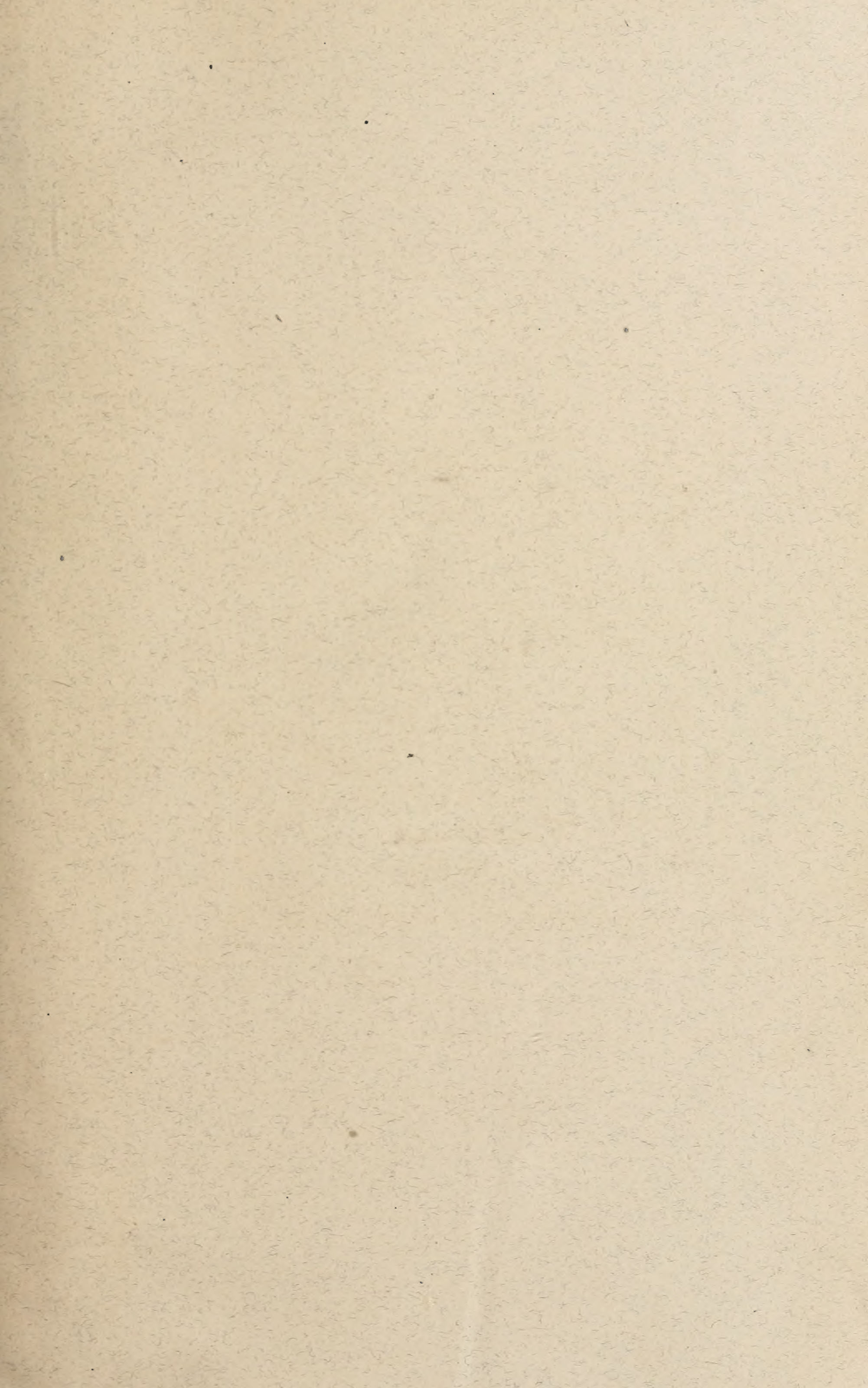
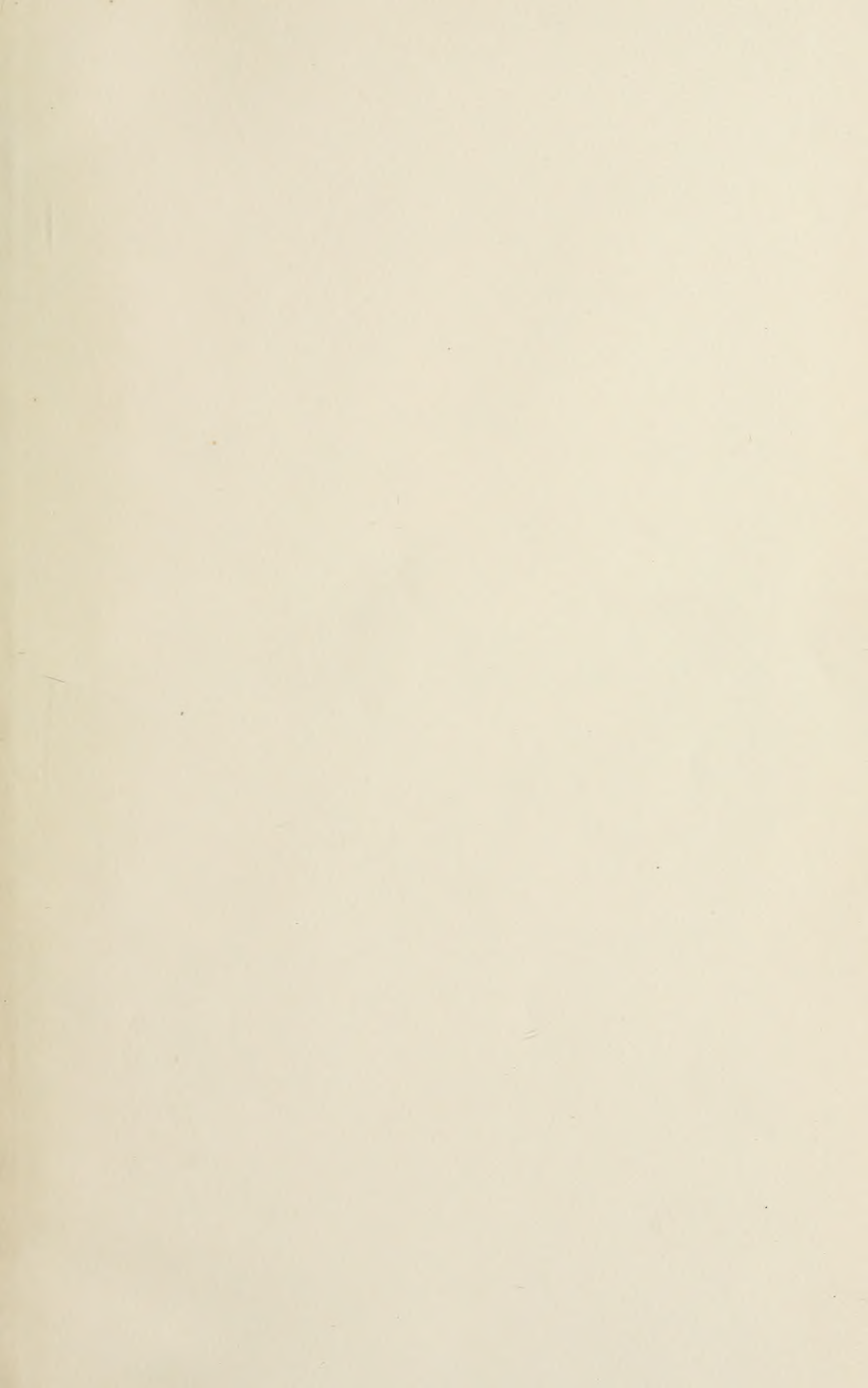
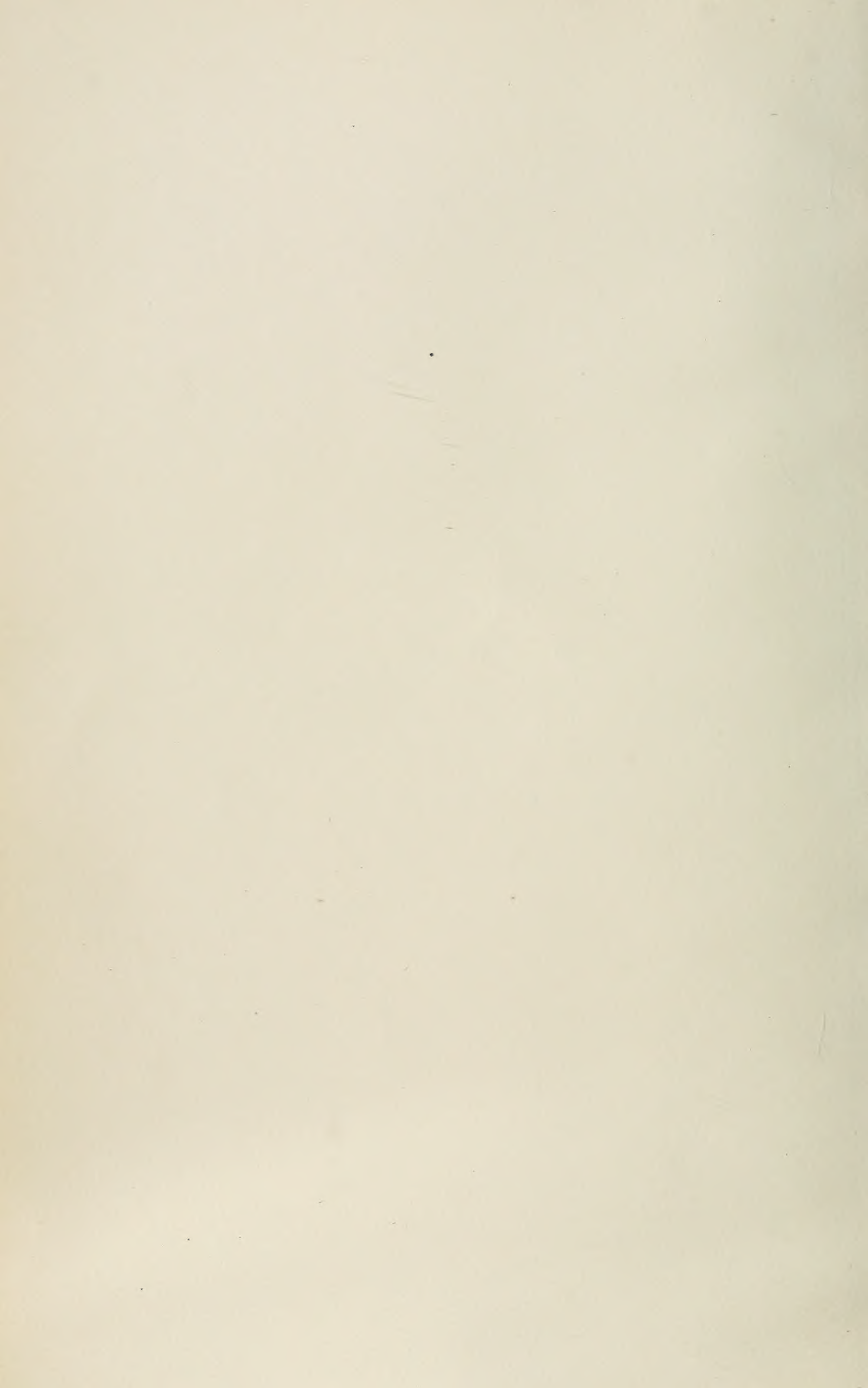



THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PRO SCIENTIA
POPULIQUE
SALUTE
1891
LIBRARY









JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Dem Herausgeber

WILHELM PFEFFER

gewidmet

von seinen dankbaren Schülern

zur Feier des 50. Doktorjubiläums am 10. Februar 1915
und zu der des 70. Geburtstages am 9. März 1915

Sechsundfünfzigster Band
Mit 10 Tafeln und 59 Textfiguren

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1915



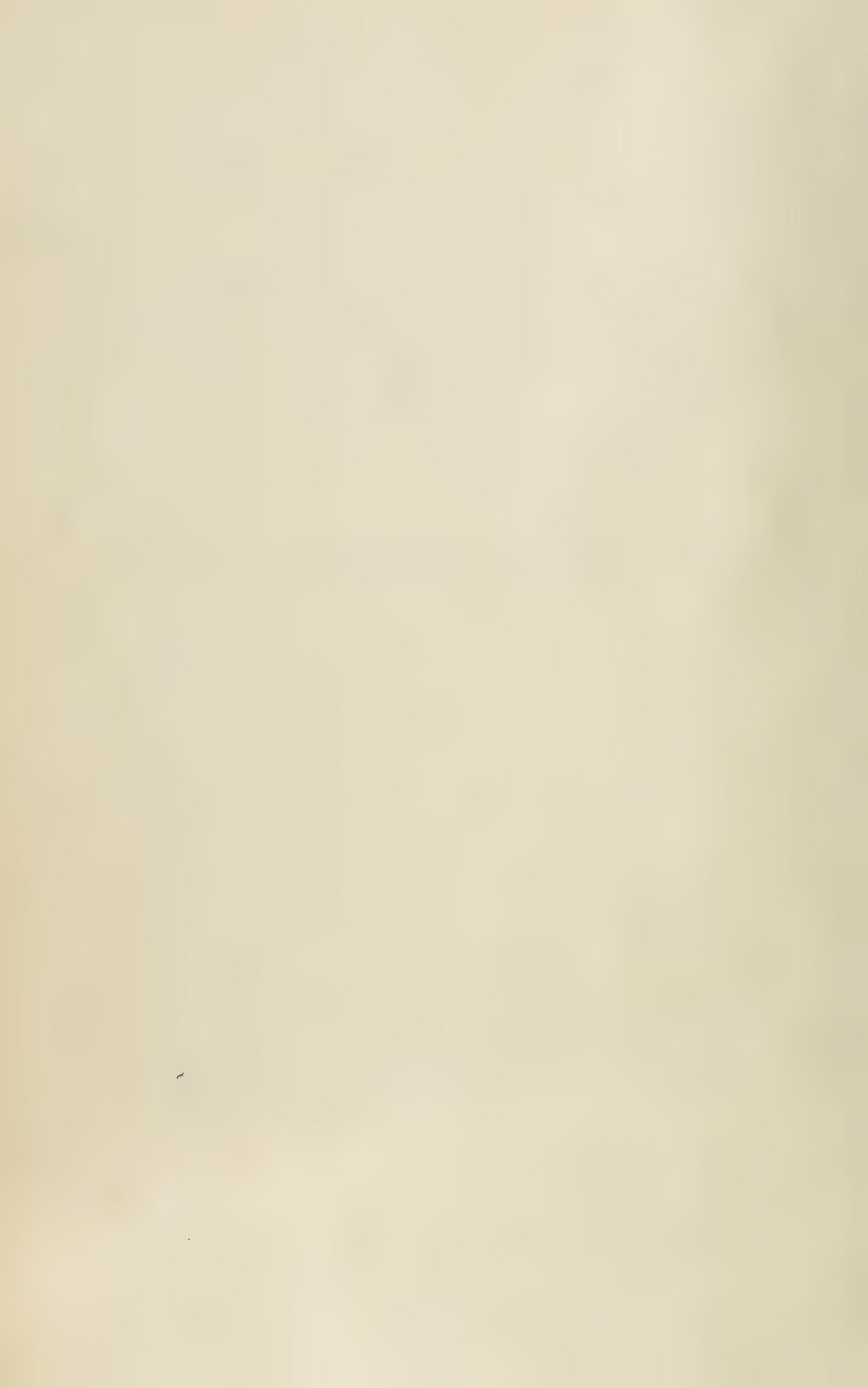




Phot: G. Brokesch Leipzig.

Prof. Dr W. Pfeffer

Pfeffer-Festschrift



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Dem Herausgeber

WILHELM PFEFFER

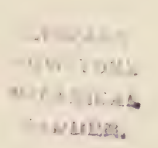
gewidmet

von seinen dankbaren Schülern

zur Feier des 50. Doktorjubiläums am 10. Februar 1915
und zu der des 70. Geburtstages am 9. März 1915

Sechsundfünfzigster Band

Mit 10 Tafeln und 59 Textfiguren



Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1915

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin.

Der Gedanke an Ihren 70. Geburtstag am 9. März 1915 hatte in Ihren Schülern den lebhaften Wunsch erweckt, diesen Tag auszuwählen, um Ihnen das Gefühl warmer Dankbarkeit auszudrücken, das alle bewegt, die das Glück gehabt haben, unter Ihrer Leitung zu arbeiten. Wir bewundern in Ihnen nicht nur den Bahnbrecher und erfolgreichsten Forscher auf dem Gebiete exakter Pflanzenphysiologie, wir lieben und verehren auch in Ihnen den großen Lehrer, der in unermüdlicher Hingabe in uns die Keime wissenschaftlicher Forschungen gefördert und entfaltet hat. Schüler, die heute in allen Weltteilen verbreitet sind, hatten die Absicht, jeder nach seinen Kräften eine Arbeit zu liefern, um Ihnen dadurch ihren warmen Dank zu bezeugen für alles, was Sie für die Wissenschaft und für Ihre Schüler geleistet haben.

Mitten in den Vorbereitungen brach der schwere Krieg aus, den Deutschland um seine Existenz und seine ganze Kultur durchzukämpfen hat. Manche von den Jüngeren wurden zu den Fahnen gerufen. Andere wurden durch die Einwirkung des ganzen Kriegszustandes auf das gesamte Leben verhindert, ihre Arbeit fertig zu stellen. Arbeiten von Schülern, die den uns jetzt feindlichen Völkern angehören, fielen von selbst fort. Es wurden Stimmen laut, den Plan einer Festschrift überhaupt fallen zu lassen.

Aber wir anderen, seien es Deutsche, Österreicher, seien es Angehörige neutraler Länder: wie Nordamerika, Schweden, Dänemark, Holland, hielten daran fest, auch trotz des Krieges, trotz der vielen damit verbundenen Hemmungen und Schwierigkeiten unsern Plan durchzuführen. So überreichen wir Ihnen diesen Festband, wenn auch in bescheidenem Umfange, als ein kleines Zeichen treuer Dankbarkeit und liebender Verehrung für Sie, unsern Meister und Lehrer.



Inhalt

Seite

Verzeichnis der Tafeln

Tafel I. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. F. M. Andrews.

Tafel II und III. Die Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus sterquilinus*. A. H. Reginald Buller.

Tafel IV und V. Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. H. O. Juel.

Tafel VI und VII. Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattungen *Catasetum* Rich. und *Cycnoches* Lindl. Hermann Ritter von Guttenberg.

Tafel VIII. Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*. C. Correns.

Tafel IX. Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. O. Renner.

Tafel X. Beiträge zum Windeproblem. Hugo Miehe.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis

Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle.

Von

Hans Fitting.

Mit 3 Kurven.

Einleitung.

Unter welchen Bedingungen Salze in die lebende Zelle eindringen, unter welchen vorübergehend oder dauernd ihre Aufnahme verweigert wird und wovon die Geschwindigkeit der Aufnahme abhängt, all das ist bekanntlich noch nicht geklärt. Mancherlei Beobachtungen der letzten Jahre, z. B. über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität des Protoplasten (Lepeschkin, 1909a, b und Tröndle, 1910) scheinen ja jetzt ziemlich allgemein als wertvolle Stützen für Pfeffers sehr ansprechende Vermutung zu gelten, der lebende Organismus dürfte bei seinen wechselnden Bedürfnissen vielfach mit Modifikationen der diosmotischen Eigenschaften seiner Plasmahäute arbeiten. Wenn auch in den letzten Jahren Mitteilungen über solche Permeabilitätsänderungen sich bedeutend gegen früher gemehrt haben, ja fast Mode geworden sind, so ist doch die Zahl der wirklich einwandfreien Beobachtungen noch immer ganz verschwindend klein: die meisten Untersuchungen nämlich, von denen einige zunächst in sehr exakter und bestechender Weise Permeabilitätsänderungen zu beweisen scheinen, vermögen teils wegen methodischer Fehler, teils wegen der Vieldeutigkeit der Ergebnisse einer eingehenden Kritik nicht standzuhalten. Das gilt ebenso sehr von den oben erwähnten Arbeiten Lepeschkins und Tröndles über Permeabilitätsänderungen durch Belichtung (vgl. schon Renner, 1912), wie von den Untersuchungen

Lundegårdhs (1911) vor allem über solche für Wasser durch den Einfluß von Salzen, wie weiter bekanntlich von den Arbeiten Nathansohns (1903, 1904) und Meurers (1909) über solche für Salze unter dem Einflusse eben dieser Salze (vgl. z. B. Ruhland, 1909 a, b), um von anderen ganz abzusehen. Die interessanten quantitativen Versuche von Osterhout (1912, 1913) endlich, wobei Permeabilitätsänderungen aus Veränderungen der elektrischen Leitfähigkeit des Gewebes erschlossen werden, scheinen mir ebenfalls zu vieldeutig, als daß sich allein darauf ein befriedigender Beweis gründen ließe; sie beschäftigen sich mit der Permeabilität für ein Salz bei An- oder Abwesenheit anderer Salze, um daraus eine Einsicht in das Wesen des sogenannten Antagonismus von Salzen zu gewinnen.

Unter diesen Umständen ist es bei der fundamentalen Wichtigkeit dieser Fragen des Zellebens nicht unangebracht, ja geradezu notwendig, nach anderen Methoden zu suchen, die in einwandfreierer und eindeutigerer Weise Aufschlüsse darüber zu geben vermögen und die es zugleich aussichtsreicher erscheinen lassen, tiefer in alle die zahllosen Probleme experimentell einzudringen, die hier, z. B. auch über Stoffaufnahmeregulationen, auftauchen. Vor allem schien es mir auf Grund von mancherlei theoretischen Überlegungen zur Vertiefung unserer Einsicht zunächst am wichtigsten und förderlichsten, mit einer brauchbaren Methode die Geschwindigkeit des Eindringens von Salzen und anderen Stoffen in lebende Protoplasten während aufeinander folgender kürzerer Zeitabschnitte zu bestimmen. Bestand doch dabei, schien mir, am ehesten Aussicht, Aufschluß über die paradoxe und noch keineswegs geklärte Tatsache zu gewinnen, daß Salze, die nachweisbar von den Protoplasten aufgenommen werden, doch dauernde Plasmolyse hervorrufen! Immer hatte ich schon vermutet, daß sich dafür die älteste aller Methoden, womit man die Permeabilität gelöster Stoffe hat nachweisen können, die plasmolytische, vornehmlich werde brauchbar gestalten lassen. Diese Annahme hat nach mehrjähriger Arbeit und nach sehr vielen, in der Mangelhaftigkeit der bisher gebräuchlichen Methodik begründeten Mißerfolgen und Irrgängen, die mich indes nicht entmutigen konnten, eine, wie ich glaube, volle Bestätigung gefunden. Es kam eben Alles darauf an, die Versuchstechnik genügend zu vervollkommnen, geeignete Versuchsobjekte zu finden und in eingehendster Weise zu studieren. Ein solches lernte ich schließlich vor allem in den Blättern von

Rhoeo discolor, also in einem der klassischen Objekte für Plasmolyseversuche, kennen. Daß deren Oberhautzellen für viele Salze durchlässig sind, ist ja schon oftmals beobachtet worden; ich brauche nur an die Arbeiten von de Vries (1888), Janse (1888) und Rysselberghe (1898) zu erinnern. Freilich widersprechen sich die darüber vorliegenden Angaben. Das beruht aber, nach meinen Untersuchungen, wie weiterhin zu zeigen sein wird, nur auf interessanten Verschiedenheiten, die in der Permeabilität der Protoplasten bestehen.

Als Maßstab für die Salzaufnahme diente mir, namentlich wenn bei den Versuchen Konzentrationen unterhalb der plasmolytischen Grenzkonzentrationen verwendet wurden, die Veränderungen dieser Grenzkonzentrationen für das gleiche Salz oder meist die Geschwindigkeit des Rückganges der Plasmolyse, den man bisher fast ausschließlich zur qualitativen Ermittelung des Eindringens von Stoffen benutzt hatte, in aufeinander folgenden Zeitabschnitten. Der Grundgedanke der Methode ist hierbei der: werden Zellen mit gleichen osmotischen Drucken nebeneinander in Lösungen steigender Konzentrationen übertragen, worin sie also verschieden stark plasmolysiert werden, und geht danach die Plasmolyse zurück, so ist der Rückgang bis zu einem, nach Beginn des Versuches in schwächeren Konzentrationen beobachteten Grade der Plasmolyse ein Anzeichen dafür, daß die Konzentrationsdifferenz zwischen den beiden Lösungen während dieses Zeitabschnittes in die Zellen eingedrungen ist. Die Bestimmung der „Permeabilitätskoeffizienten" in der Weise, wie es Lepeschkin und Tröndle getan haben, hat sich als ganz unbrauchbar, ja geradezu als irreführend erwiesen, wie ich in einer späteren Arbeit zeigen werde. Vorbedingung zum Gelingen der Versuche ist natürlich, daß man Zellen von gleichem osmotischem Drucke in größeren Mengen zur Verfügung hat. Das ist nun bei *Rhoeo discolor* in wünschenswertem Maße der Fall. Die Geschwindigkeiten der Salzaufnahme sind aber, zum mindesten bei meinen Versuchsobjekten, von so geringer Größenordnung, daß die plasmolytische Methode nur nach mancherlei Verfeinerungen für ihre Bestimmung verwendet werden konnte. So liefern meine Untersuchungen zugleich eine eingehende Kritik der plasmolytischen Methode in ihrer bisherigen Anwendung.

Abschnitt I. Allgemeine Methodik.

A. Herstellung der Lösungen.

Die Lösungen habe ich durch Verdünnung von Stammlösungen, die ein Mol oder Bruchteile eines solchen der Substanz im Liter Flüssigkeit enthielten, mittels zweier Büretten in der üblichen Weise wie Normallösungen, also „volumnormal" hergestellt. Alle Substanzen wurden so rein wie möglich verwendet, z. B. die Salze „pro analysi Kahlbaum" aus frischen Originalpackungen. Zur Aufnahme der 20 ccm Lösungen dienten kleine, runde Kristallisierschalen von 4,2 cm lichtem Durchmesser und 3 cm Höhe, mit 40 ccm Inhalt und mit 2 cm breit übergreifenden Glasdeckeln.

Genauigkeit der Messungen. Die Büretten (nach Schellbach mit blauem Emailstreifen) lassen eine Genauigkeit der Ablesung zu bis auf $^1/_4$ Teilstrich = $^1/_{40}$ ccm in maximo. Ist n der Grammolekülgehalt der Ausgangslösung, so wird dadurch, wenn man sie verdünnt, eine Ungenauigkeit bis zu $\pm$ n/800 GM bei sorgfältigem Arbeiten bedingt; also bei einer Ausgangslösung von 0,25 GM = $\pm$ 0,0003125 GM.

Fehler durch Kontraktion der Lösungen. Wie sich später zeigen wird, mußte mit sehr geringen Konzentrationsdifferenzen gearbeitet werden. Um die bei manchen Versuchen eventuell störenden Fehler, die durch die Veränderung der Kontraktion bei der Verdünnung entstehen, möglichst zu vermeiden, habe ich die Stammlösungen bereits so verdünnt wie möglich gewählt, so z. B. bei Kalisalpeter 0,25 GM. Nach Kohlrausch und Hallwachs (1894) kann man die Kontraktion des Wassers bei verschiedener Konzentration der Lösungen durch folgende Formel berechnen:

$$\text{Kontr. f. 1 ccm} = \frac{m \cdot (\Phi - \varphi)}{1000 - m\varphi},$$

worin ist

Φ = Molekular (bezw. Äquival.)-volumen des Körpers vor der Lösung in ccm,

φ = Molekularvolum des Körpers in Lösung,

m = Gehalt der Lösung in g = Äqu./Liter.

Wie klein der durch die veränderte Kontraktion bedingte Fehler für viele Lösungen ist, läßt sich z. B. für Kochsalz leicht übersehen, wofür die Autoren die nötigen Zahlen angeben. Wählt

man, wie es bei meinen Versuchen geschah, eine Stammlösung von 0,25 GM, so braucht man davon 8 ccm, um die größte verwendete Verdünnung von 0,1 GM herzustellen. Nun beträgt, berechnet nach den Zahlen der genannten Autoren (1894), die Kontraktion des Wassers für

8 ccm 0,25 GM Lösung = 0,0208 ccm,
20 ccm 0,1 GM „ = 0,022 ccm.

Sonach ist die Differenz 0,0012 ccm. Das wäre aber, da ein Teilstrich der Bürette 0,1 ccm ist, $^{12}/_{1000}$ eines Teilstriches, was weit innerhalb der Fehlergrenzen der Verdünnung liegt. Bei Verdünnung auf 100 ccm wären freilich die Fehler nicht mehr innerhalb der Fehlergrenzen der Meßmethode gelegen (40 ccm 0,25 GM = 0,104 ccm Kontr., 60 ccm 0,1 GM = 0,066 ccm Kontr.; Differenz = 0,038 ccm = $^{38}/_{100}$ Teilstrich).

Für Kalisalpeter dürften die Kontraktionsdifferenzen von ähnlicher Größenordnung sein.

Sehr viel stärkere Kontraktionen kommen aber bei manchen anderen Salzen, z. B. bei Magnesiumsulfat vor. Ich benutzte eine Stammlösung von 0,333 GM. Die größte notwendige Verdünnung war die auf 0,15 GM. Man braucht 9 ccm 0,333 GM-Lösung, um daraus 20 ccm 0,15 GM-Lösung zu gewinnen; die Kontraktion ist, wieder nach den Zahlen von Kohlrausch usw. (1894), für

9 ccm 0,333 GM-Lösung = 0,1296 ccm,
20 ccm 0,15 GM-Lösung = 0,1368 ccm.

Sonach beträgt die Differenz 0,0072 ccm = ca. $^{1}/_{14}$ Teilstrich der Bürette. Also selbst bei solchen ungewöhnlich starken Kontraktionsdifferenzen liegen bei meiner Verdünnungsmethode die dadurch bedingten Fehler weit innerhalb der Fehlergrenzen!

Für Rohrzucker ist die Kontraktionsdifferenz nahezu Null.

Konzentrationsdifferenzen zwischen den einzelnen Lösungen.

De Vries (1884) hat bei *Rhoeo discolor* zur Ermittlung seiner isotonischen Koeffizienten z. B. für Kalisalpeter Lösungen von 0,1, 0,11, 0,12 usw. GM, also mit einer Konzentrationsdifferenz von 0,01 GM benutzt. Lepeschkin (1909 a, S. 329 ff.) hat für die gleiche Pflanze Lösungen verwendet, die nur um 0,001 GM voneinander verschieden waren, übrigens bei einer Methode, die ich nach einer genaueren

Untersuchung der Eigenschaften der *Rhoeo*-Zellen als unbrauchbar bezeichnen muß.

Bei Versuchen mit Konzentrationsdifferenzen nach de Vries sind die Differenzen in der Plasmolyse bei benachbarten Lösungen so groß, daß man daraus keine klaren Schlüsse ziehen kann.

Beispiele: Ich schnitt nach de Vries' Vorgange aus den Mittelrippen der Blätter einen 2 mm breiten Längsstreifen und zerlegte ihn in eine Reihe annähernd quadratischer Plättchen. Zu jedem Versuche wurde ein neues Blatt verwendet. Der Grad der Plasmolyse wurde nach einer halben Stunde festgestellt.

Versuch 1.	0,11	0,12	0,13 GM KNO_3
	0	∞ pl	alle pl
„ 2.	0,12	0,13	0,14 GM „
	0	$^1/_2$—$^3/_4$ pl	alle pl
„ 3.	0,13	0,14 GM KNO_3	
	wenige pl	alle pl	

Wie hoch soll man da die plasmolytische Grenzlösung einschätzen? Das Objekt erlaubt wesentlich genauere Bestimmungen! Bessere Ergebnisse erzielt man schon mit Konzentrationsdifferenzen von 0,005 GM.

Versuch 4.	0,15	0,155	0,16	0,165	0,17 GM KNO_3
	0	gv	v	$^1/_2$—$^3/_4$	∞ pl
„ 5.	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14 GM „
	0	v	$^1/_3$	$^3/_4$	pl
„ 6.	0,17	0,175	0,18	0,185 GM KNO_3	
	v	$^1/_2$	$^3/_4$	pl	
„ 7.	0,13	0,135	0,14	0,145 GM „	
	0	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	pl	
„ 8.	0,145	0,15	0,155 GM KNO_3		
	0	$^1/_2$	pl		

Bei allen diesen und den weiterhin folgenden Versuchen bedeutet stets 0 = keine Plasmolyse, gv, v, $^1/_3$, $^1/_2$ usw. ganz vereinzelte, vereinzelte, ein Drittel, die Hälfte der Zellen usw. plasmolysiert, pl = alle Zellen plasmolysiert.

Selbst solche Konzentrationsdifferenzen sind noch in vielen Versuchen, wie z. B. in Versuch 4 und 8 zu groß.

Schließlich habe ich mich nach weiteren orientierenden Versuchen entschlossen, eine Konzentrationsdifferenz von 0,0025 GM für meine Versuche zu wählen. Man erhält dann in den aufeinanderfolgenden Lösungen meist nicht zu große und nicht zu kleine

Unterschiede im plasmolytischen Zustande, die sich leicht abschätzen lassen, und ausgezeichnet klare Ergebnisse. Beispiele:

Versuch 9.	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11 GM KNO_3
	0	gv	1/2	3/4	x	pl
„ 10.	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125 GM KNO_3	
	0	v	1/2	x	pl	
„ 11.	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13 GM „	
	0	gv	1/2	3/4	pl	
„ 12.	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375	0,14 GM KNO_3
	0	gv	1/3	3/4	x	pl
„ 13.	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125 GM KNO_3	
	0	v	1/2 – 3/4	x	pl	

Für fast alle entscheidenden Versuche ist es durchaus nötig, wie ich immer wieder gesehen habe, solche feine Abstufungen zu verwenden. Dann aber leistet die Methode außerordentlich viel. Ein Nachteil, der aber gegenüber den Vorteilen nur in einem gewissen Zeitaufwande besteht, ist die sehr große Zahl von Lösungen, die man sich herstellen muß. Die einzelnen Blätter sind nämlich hinsichtlich des osmotischen Druckes in den Zellen sehr verschieden. Lösungen also, die für ein Blatt nötig sind, können bei einem anderen zu schwach oder zu stark sein. Ich habe deshalb stets alle Lösungen von 0,075 GM bis 0,15 GM, z. B. Kalisalpeter hergestellt, d. h. 27 Lösungen. Zur Bestimmung der isotonischen Koeffizienten würde man dann sogar die doppelte Anzahl von Lösungen, nämlich noch eine zweite Reihe für Zucker brauchen. Für jedes Blatt wurde dann in einem Vorversuche zunächst die ungefähre Höhe des osmotischen Druckes bestimmt.

Notwendig ist noch ein Urteil über die Fehler, die durch die begrenzte Genauigkeit der Verdünnungsmethode entstehen können. Die Konzentrationsdifferenzen z. B. der Kalisalpeterlösungen sind, wie schon gesagt, 0,0025 GM oder 0,025 Gew.-Proz. Salz. Demnach differieren die 20 ccm Lösungen um 0,005 g Salz. So erstaunlich weit läßt sich die Bestimmuug der Grenzkonzentrationen ohne alle Schwierigkeiten einengen, mit anderen Worten, so wenig differiert der osmotische Druck in den Epidermiszellen eines Schnittes! Oben wurden die Fehlergrenzen der Verdünnungsmethode zu $\pm$ n/800 angegeben, wo n = GM-Gehalt der Stammlösung ist. Bei 0,25 GM-Stammlösung beträgt dieser Fehler also $\pm$ 0,0003125 GM oder $\pm$ 0,003125 Gew.-Proz. Um diesen Betrag also würden die verdünnten Lösungen von ihren theoretischen

Werten abweichen können. Das sind in Prozent ihrer Konzentrationsdifferenzen ± 12,5 %. Natürlich würde es die Verdünnungsmethode erlauben, die Fehler beliebig zu verkleinern. Verdünnt man nicht auf 25 ccm, sondern auf etwa 100 ccm, so macht der Fehler bloß noch ± 2,5 % der Differenz aus. Ich fand es aber unnötig, eine so große Genauigkeit anzustreben; auch steht der größere Materialverbrauch in keinem rechten Verhältnisse zu den erreichbaren Vorteilen.

Die Genauigkeit der Methode ließe sich auch dadurch erhöhen, daß man von verdünnteren Stammlösungen als von 0,25 GM ausgeht. Ich habe es oft getan, bin dann aber auf 0,25 GM zurückgekommen, weil man sehr häufig Lösungen braucht, die dieser Stammlösung sehr nahe liegen.

Noch geringere Abstufungen der Konzentrationsdifferenzen zu wählen, etwa um 0,001 GM verschieden, wie es Lepeschkin getan hat, hat keinen Zweck. Erstens nämlich sind dann die Unterschiede im plasmolytischen Zustande zwischen den einzelnen Lösungen viel zu gering und zu fließend, um in benachbarten deutlich als verschieden geschätzt werden zu können. Zweitens müßte man dann allzu viele Lösungen anfertigen und vorrätig halten. Das aber würde einen um so größeren Aufwand von Salz bedeuten, weil man der Fehler der Verdünnungsmethode halber dann von jeder Lösung mindestens 100 ccm herzustellen hätte.

Alle Versuche fanden bei Zimmertemperatur, d. h. bei ca. 18° bis 22° C statt. Zu jedem Versuche wurde, wo nichts Besonderes bemerkt ist, ein neues Blatt verwendet.

B. Das Objekt.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich immer wieder zu meinem eigenen Schaden die Erfahrung machen müssen, daß man nur dann darauf rechnen kann, mit der plasmolytischen Methode brauchbare Ergebnisse zu erzielen, wenn man zuvor das Versuchsobjekt sehr eingehend nach den verschiedensten Richtungen kennen gelernt und studiert hat. So habe ich mich denn der Hauptsache nach zunächst einmal auf die Blätter von *Rhoeo discolor* beschränkt. Nach zeitraubenden Vorversuchen wird es aber gewiß nicht schwer sein, mit Hilfe der von mir gewonnenen methodischen und sonstigen Gesichtspunkte auch bei anderen Objekten Resultate, ähnlich den meinigen zu erzielen. Dafür sprechen meine Beobachtungen, die ich an einigen anderen Pflanzen gemacht habe.

Freilich ist es mir fraglich, ob sich viele Pflanzen werden finden lassen, die in jeder Hinsicht für diese Untersuchungen so hervorragend günstig sind, wie es bei *Rhoeo* der Fall ist! Ich habe zahlreiche Exemplare dieser Pflanze, aus besonders anthozyanreichen Stecklingen vermehrt, dauernd unter möglichst günstigen Bedingungen im Garten kultivieren lassen. Über einige wissenswerte Eigenschaften der Blattepidermis orientiert schon de Vries (1884, S. 445 ff.). Auch ich verwendete nur die Oberhautzellen der Mittelrippe auf der Blattunterseite und zwar aus den mittleren Teilen der Blätter. Beginn und kleine Unterschiede im plasmolytischen Zustande sind leicht zu sehen, da fast ausnahmslos die Ablösung des Plasma an den Seitenwänden beginnt. Auch ein Rückgang der Plasmolyse läßt sich mit guten Objektiven fast immer ohne Schwierigkeiten verfolgen, wenn man nur die Epidermiszellen sorgfältig bei hoher und tiefer Einstellung untersucht. Benachbarte Zellen haben hier sehr genau gleichen osmotischen Druck. Jedoch ist, wie schon de Vries angibt, der Druck in der Epidermis der Mittelrippe nicht überall gleich groß: er nehme „nach sehr zahlreichen Bestimmungen“ von der Blattspitze zur Basis stetig zu, in der Mitte am langsamsten, in der Nähe der Basis ziemlich rasch. Nach meinen Beobachtungen nimmt er aber nach der Basis bald zu, bald ab; oft bleibt er auch fast ganz unverändert.

Beispiele. Als Grenzkonzentration ist in GM KNO_3 die angegeben, worin $^1/_2$ der Zellen nach $^1/_2$ Stunde den Beginn der Plasmolyse zeigten.

Versuch	Blatt	Länge in cm	Entfernung der Schnitte von der Blattspitze		
14	1	32	10 cm	16 cm	20 cm
			0,18	0,13	0,1475
15	2	30	13 cm	16,5 cm	21 cm
			0,15	0,1375	0,1425
16	3	31	15 cm	18 cm	21 cm
			0,1325	0,1325	0,15
17	4	32	14,5 cm	19 cm	23 cm
			0,1225	0,1225	0,125
18	5	34	13 cm	18 cm	22 cm
			0,155	0,1425	0,13
19	6	30	13 cm	17 cm	21 cm
			0,1475	0,1475	0,1425
20	7	34	13,5 cm	18 cm	22 cm
			0,1275	0,135	0,13
21	8	33	17 cm	21 cm	23 cm
			0,1475	0,1425	0,1425

Nach den Spitzen der Blätter hin ist nach meinen sehr reichen Erfahrungen der Druck gewöhnlich etwas höher als in der Mitte.

Ich habe ganz ausschließlich die Zellen der eigentlichen Mittelrippe verwendet. Genau in der Mediane der Rippe wurde mit dem Rasiermesser ein feiner Längseinschnitt gemacht, desgl. an ihren beiden Rändern, doch bereits außerhalb der Rippe. Auf diese Weise erhielt ich zwei Längsstreifen, die durch Querschnitte in Abständen von 1½—2 mm in je eine Längsreihe annähernd quadratischer Plättchen zerlegt werden konnten. Jedes der Plättchen behielt so auf der einen Seite einige Reihen Epidermiszellen, die nicht der eigentlichen Mittelrippe angehören und durch Spaltöffnungen und ihre Gestalt leicht kenntlich sind. Ich konnte also immer mit Sicherheit feststellen, welche Seiten der Plättchen an die Mediane des Nerven angrenzten. Allein diese Seite wurde bei der Untersuchung berücksichtigt.

Nicht selten kommt es vor, daß die Epidermiszellen in den nebeneinander liegenden Plättchen der beiden Längsstreifen ganz wenig, um etwa 0,0025 GM KNO_3, voneinander osmotisch verschieden sind. Deshalb habe ich bei Versuchen, wo es auf genaue quantitative Messungen ankam, bloß die Plättchen einer der Reihen verwendet und nur nahe benachbarte Plättchen berücksichtigt.

Störender als diese Differenzen sind geringe Unterschiede, wie sie gelegentlich im osmotischen Drucke bei den benachbarten Plättchen einer und derselben Reihe vorkommen. Sie sind zwar meist gering, so daß sie bei einer Konzentrationsdifferenz der Lösungen um 0,01 GM noch nicht bemerkbar werden, aber immerhin gelegentlich doch und zwar in störender Größenordnung vorhanden, weshalb man sorgfältig auf sie achten muß. Beispiele:

Versuch 22.	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	GM KNO_3
	0	⅓	0	¾	pl	
„ 23.	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	GM „
	0	v	½	¾	∞	
	(Fortsetzung)					
	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	GM „
	∞	½	½	¾	pl	

Solche Versuche müssen dann unter Umständen ganz ausgeschaltet werden.

Exosmose aus den Zellen.

Eine weitere Erscheinung, die man bei genaueren Messungen nicht außer acht lassen darf, ist eine Exosmose in die umgebenden

Lösungen, die manchmal vorkommt. Dadurch nimmt der osmotische Druck der Zellen allmählich etwas ab. Sie ist mir besonders häufig und stark bei meinen Hamburger Kulturen, viel schwächer und seltener bei denen in Bonn 1913, fast gar nicht mehr hier 1914 aufgestoßen. Sie scheint also irgendwie von der Art der Kultivierung abzuhängen. Ich gebe hier einige Beispiele. Die Schnitte habe ich hier wie stets unter sorgfältiger Einhaltung ihrer Reihenfolge verwendet. Untersucht wurden zwei Parallelreihen von Plättchen, von denen die eine sofort, die andere nach einem Aufenthalt in Wasser in die zur Plasmolysierung benutzten Rohrzuckerlösungen kamen. Die Plasmolyse wurde nach 2 Stunden beurteilt.

	Sofort plasmolysiert Grenzkonzentration GM	In H_2O Stunden (Minuten)	Dann plasmolysiert Grenzkonzentration GM	Differenz GM
Versuch 24.	0,31	1.—	0,294	— 0,016
„ 25.	0,3177	1.15	0,3022	— 0,0155
„ 26.	0,325	3.40	0,31	— 0,015
„ 27.	0,333	5.—	0,295	— 0,038
„ 28.	0,317	15.—	0,255	— 0,062

Der osmotische Druck nimmt nicht nur ab im Wasser, sondern auch in Salz- oder Zuckerlösungen, die der Grenzkonzentration nahe liegen oder gar Plasmolyse hervorrufen. Daraus aber darf man folgern, daß nicht eine regulatorische Verminderung des Druckes, sondern tatsächlich Exosmose vorliegt. Ein besonders auffallendes Beispiel will ich hier dafür noch vorführen.

Versuch 29. Hamburg, 18. April 1912.

Die Plättchen der einen Längsreihe kamen in die eine Lösungsreihe, die der anderen in die andere und zwar so, daß die untereinander stehenden Konzentrationen die benachbarten Plättchen aufnahmen.

A. Sofort in die Lösungen gebracht.

Magnesiumsulfat.

	0,17	0,177	0,183	0,19	0,197	0,203	0,21 GM
Nach 1 Stunde	0	0	0	0	gv	v bis 1/2	∞
„ 2 Stunden	0	0	0	1/3	∞	pl	pl
„ 4 „	1/3	1/2	1/2	pl	pl	„	„

Rohrzucker.

	0,17	0,1783	0,187	0,193	0,2017	0,21	0,217 GM
Nach 1 Stunde	0	0	0	0	v	1/3—1/2	1/2—3/4
„ 2 Stunden	0	0	0	1/3	∞	pl	pl
„ 4 „	0	v	1/3—1/2	pl	pl	„	„
„ 7 „	0	v	1/3—1/2	„	„	„	„

B. Nach 16 stündigem Aufenthalt in H_2O in die Lösungen gebracht.

Magnesiumsulfat.

	0,21	0,217	0,223	0,23 GM
Nach 1 Stunde	0	1/8	3/4	pl
„ 2 Stunden	0	„	„	„
„ 4 „	0	„	„	„

Rohrzucker.

	0,21	0,223	0,225	0,23	0,24 GM
Nach 1 Stunde	0	1/3	3/4	pl	pl
„ 2 Stunden	0	1/2	∞	„	„
„ 4 „	0	„	„	„	„

Bei A nimmt die Plasmolyse stundenlang zu, eben wegen der Exosmose; bei B, wo die Exosmose beendigt ist, bleibt die Plasmolyse konstant.

Um ein Urteil darüber zu gewinnen, wie lange die Exosmose anhält, habe ich dann in Bonn noch Versuche folgender Art angestellt.

Für jeden Versuch wurde nur eine Längsreihe von Plättchen benutzt. Die Plättchen wurden abwechselnd 1. sogleich oder nach einem Aufenthalt in Wasser und 2. nach einem längeren Aufenthalt in Wasser plasmolysiert.

Versuch	Datum	Direkt plasmolysiert Grenzkonzentration GM	In H_2O Stunden	Dann plasmolysiert Grenzkonzentration GM	In H_2O Stunden (Min.)	Dann plasmolysiert Grenzkonzentration GM	Differenz GM
30.	16. 9. 13	—	2	0,1767	5.40	0,1767	0
31.	17. 9. 13	0,1967	13	0,1967	—	—	0
32.	19. 9. 13	—	12	0,1567	11	0,1567	0
33.	20. 9. 13	—	12	0,213	11	0,213	0
34.	21. 9. 13	0,21	4	0,21	—	—	0
35.	16. 9. 13	0,2	5 1/2	0,183	—	—	— 0,017
36.	18. 9. 13	0,183	4	0,163	—	—	— 0,02
		—	11	0,17	8	0,17	0
37.	18. 9. 13	0,173	4	0,163	—	—	— 0,01
		—	12	0,163	8	0,163	0
38.	19. 9. 13	0,223	4	0,2	—	—	— 0,023
		—	4	0,19	12	0,183	— 0,007
39.	20. 9. 13	0,203	4	0,1967	—	—	— 0,0063
		—	4	0,167	6 1/2	0,167	0
40.	21. 9. 13	0,203	4	0,1967	—	—	— 0,0063
		—	4	0,1767	12	0,1767	0

Zu den Versuchsreihen, die durch Klammern zusammengehalten sind, hatten jedesmal Plättchen von ein und demselben Blatte gedient.

Aus allen Versuchen geht hervor, daß die Hauptmenge der exosmierenden Substanzen jedenfalls nach 4 Stunden Aufenthalt in Wasser herausdiffundiert ist. Es empfiehlt sich also, für besonders genaue Versuche die Schnitte zuvor mindestens 4—6 Stunden in Wasser zu legen.

Nun erst sind wir so weit gelangt, daß wir die Geschwindigkeit, mit der Salze aufgenommen werden, erfolgreich untersuchen können.

Abschnitt II. Die Geschwindigkeit der Aufnahme von Kalisalpeter.

Es war nur noch die wichtige Vorfrage zu entscheiden, wann man nach der Übertragung in die Salzlösungen die Beobachtungen beginnen und in welchen Intervallen man sie wiederholen soll. De Vries hat bei der Bestimmung der isotonischen Koeffizienten erst nach 2 Stunden oder in der Regel noch viel später (4—5 Stunden) beobachtet (vgl. z. B. 1884, S. 450). Diese Wartezeit ist aber nach meinen Beobachtungen viel zu lang! Man muß vielmehr zum ersten Male nach einer Viertelstunde bereits untersuchen.

Die ersten Versuche mit Kalisalpeter habe ich in der Weise gemacht, daß ich die aufeinanderfolgenden Plättchen einer Längsreihe gleichzeitig in die Lösungen steigender Konzentration übertragen habe. Auf diese Weise läßt sich aber eine Durchmusterung aller Schnitte nach 15 Minuten nicht durchführen. Nach mancherlei anderen Versuchsanordnungen fand ich es am zweckmäßigsten, die Schnitte in Abständen von je einer Minute in die aufeinanderfolgenden Lösungen zu bringen. Man beginnt dann die Untersuchung mit dem ersten Schnitte und hat für die Prüfung aller Schnitte je eine Minute Zeit, was völlig genügt. Die Zahl der Epidermiszellen abzuschätzen, in denen die Plasmolyse begonnen hat, ist bei einiger Übung nicht schwer. Die Versuche verliefen so, daß ich die Plättchen mit dem Rasiermesser schnitt und unter strengster Berücksichtigung ihrer Reihenfolge je in ein Schälchen mit destill. Wasser brachte, woraus sie eines nach dem anderen nach sorgfältiger Abtrocknung auf Filtrierpapier in die Lösungen übertragen wurden. Dem eigentlichen Versuche ging nicht selten

ein kürzerer oder längerer Aufenthalt in dem Wasser voraus, um den etwaigen Einfluß der Exosmose zu beseitigen. Nach mancherlei Vorversuchen fand ich es am zweckmäßigsten, die Plättchen zunächst 15 Minuten nach Versuchsbeginn, dann in Zwischenräumen von 15, 30 und 60 Minuten wieder zu untersuchen.

Versuch 41. Bonn, 2. Oktober 1913.

Plättchen 1 Stunde in Wasser.

Nach	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125 GM KNO_3
15 Min.	v	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	$^1/_4$—$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 30 „	0	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	gv	v	$^3/_4$	$^3/_4$

Versuch 42. Bonn, 3. Oktober 1913.

Plättchen 3 Stunden in Wasser.

Nach	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125 GM KNO_3
15 Min.	0	gv	$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl
weit. 15 „	0	0	v	$^1/_4$—$^1/_2$	$^3/_4$	pl
„ 30 „	0	0	0	0	v	$^1/_2$

Versuch 43. Bonn, 3. Oktober 1913.

Plättchen 2 Stunden in Wasser.

Nach	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375	0,14	0,1425 GM KNO_3
15 Min.	0	v	$^1/_3$	$^3/_4$	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	v	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl
„ 30 „	0	0	0	gv	$^3/_4$	$^3/_4$	∞

Versuch 44. Bonn, 3. Oktober 1913.

Plättchen $2^1/_2$ Stunden in Wasser.

Nach	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125 GM KNO_3
15 Min.	0	v	$^1/_2$	∞	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	v bis $^1/_4$	$^3/_4$	$^3/_4$ bis ∞	∞	pl
„ 30 „	0	0	gv	$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$ bis ∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	v	$^1/_2$

Versuch 45. Bonn, 3. Oktober 1913.

Plättchen 1 Stunde in Wasser.

Nach	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125 GM KNO_3
15 Min.	0	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl
weit. 15 „	0	0	$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	v	v bis $^1/_2$	∞

Versuch 46. Bonn, 29. Oktober 1913.

Plättchen 15 Minuten in Wasser.

Nach	0,1025	0,105	1,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12 GM KNO_3
15 Min.	gv	v	1/2	1/2—3/4	3/4	∞	∞	pl
weit. 15 „	0	gv	v bis 1/3	1/3	1/2	3/4	3/4	pl
„ 30 „	0	0	0	0	0	gv	0	1/2
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	v

Versuch 47. Bonn, 10. November 1913.

Plättchen 30 Minuten in Wasser.

Nach	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025 GM KNO_3
15 Min.	0	gv	1/8	∞	∞	pl
weit. 15 „	0	v	1/8	∞	pl	pl
„ 30 „	0	gv	v	3/4 bis ∞	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	1/2—3/4	∞	∞

Versuch 48. Bonn, 4. November 1913.

Plättchen 6 Stunden in Wasser.

Nach	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175 GM KNO_3
15 Min.	0	gv	0	3/4	pl	pl
weit. 15 „	0	1/3—1/2	0	∞	pl	pl
„ 30 „	0	1/3	0	3/4	pl	pl
„ 60 „	0	v bis 1/3	0	3/4	∞	pl

Aus allen diesen Versuchen, die nur eine Auswahl der von mir mit gleichem Ausfalle angestellten sind, ersieht man:

1. Die Plasmolyse tritt sehr schnell ein.

2. Sie geht in Kalisalpeter auch auffallend schnell zurück. Schon hier sei hervorgehoben, daß es sich bei dem Rückgange nicht etwa um eine Turgorregulation, sondern nur um eine Aufnahme des Salzes handeln kann. In Rohrzucker bleibt entsprechend der Rückgang aus.

3. Die Methode zeigt aber außerdem, daß die Permeabilität nicht immer gleich groß ist: In den Versuchen 47 und 48 ist sie viel geringer als in den übrigen. Das ist z. B. auch der Fall bei den folgenden Blättern:

Versuch 49. Bonn, 3. Januar 1914.

Plättchen 5 Minuten in Wasser.

Nach	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125 GM KNO_3
15 Min.	0	v bis 1/3	gv	1/2	3/4	∞	pl
weit. 15 „	0	„	gv	1/2	3/4	∞	∞
„ 30 „	0	v	gv	1/2	3/4	∞	∞
„ 60 „	0	gv	gv	1/3—1/2	1/2	1/2	3/4

Versuch 50. Bonn, 12. Januar 1914.

Plättchen 5 Minuten in Wasser.

Nach	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025	0,105 GM KNO_3
15 Min.	0	v	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl
weit. 15 „	0	v	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl
„ 30 „	0	0	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl
„ 60 „	0	0	gv	$^1/_2$	$^3/_4$	∞

Eine genauere Untersuchung der Permeabilitätsverhältnisse hat die interessante Tatsache zutage gefördert, daß die Durchlässigkeit jahreszeitlich verschieden ist: In den Wintermonaten war sie in Hamburg und Bonn verhältnismäßig gering, ja in vielen Blättern fast gleich Null! In den Sommermonaten dagegen ist sie sehr groß. Hohe Permeabilität findet man oft noch bis in den November hinein: sie wird dann wieder von Ende April oder Anfang Mai ab bemerkbar. In der Übergangszeit vom Herbst zum Winter kommen nicht selten auch Blätter vor, bei denen ziemlich auffallende Unterschiede in der Durchlässigkeit an verschiedenen Teilen der Mittelrippe sich feststellen lassen. Aber auch in den Sommermonaten ist die Permeabilität bei verschiedenen Pflanzen etwas verschieden.

Es lag nahe, die geringe Durchlässigkeit im Winter auf Verunreinigungen der Laboratoriumsluft zurückzuführen, in der die Versuche stattfanden. Darauf gerichtete Versuche haben folgendes ergeben: Selbst in einer Atmosphäre, die recht reich ist an Leuchtgas (Glasglocken mit Leuchtgas), wird die Permeabilität nicht herabgesetzt. Ebenso wenig macht sich ein mehrtägiger Aufenthalt im Laboratorium irgendwie bemerkbar. Auch an Verunreinigungen des für die Lösungen benutzten Wassers, sei es nun durch Laboratoriumsgase, sei es durch sonstige Beimischungen, war zu denken. Das gleiche Wasser mit oder ohne Laboratoriumsluftspuren wurde aber für Sommer- und Winterversuche verwendet! Auch die verschiedene Stärke der Belichtung hat nach meinen bisherigen Versuchen, die aber noch in mancher Weise variiert werden sollen, keinen irgend auffälligen Einfluß auf die Permeabilität. Die Verschiedenheiten in der Durchlässigkeit scheinen also im Objekte selbst zu liegen. Da ist es nun interessant, daß nach gärtnerischen Erfahrungeu *Rhoeo discolor* vom November bis zum Frühjahr eine ausgesprochene Ruhezeit durchmacht und dann nur sehr wenig wächst, ja unter Umständen sogar ganz einzieht.

Die kleineren Unterschiede in der Permeabilität während des Sommers dürften in Verschiedenheiten der Kulturbedingungen be-

gründet sein. Darüber wird aber erst eine genauere Untersuchung des Einflusses der Außenfaktoren auf die Durchlässigkeit Aufschluß geben können. —

Die mitgeteilten und anderen Versuche erlauben es nun, wenigstens mit Annäherung, anzugeben, wie schnell das Salz in die Protoplasten eindringt. Unter der Voraussetzung, daß die in der Längsrichtung des Blattes benachbarten Plättchen gleichen osmotischen Druck in ihren Zellen besitzen (was dann mit genügender Genauigkeit anzunehmen ist, wenn die Plasmolyse in den aufeinander folgenden Lösungen verstärkt ist), gibt die Größe des Rückganges einen gewissen Anhaltspunkt dafür. So ist bei den am stärksten permeablen Schnitten nach meinen Beobachtungen in den 15 Minuten zwischen den beiden ersten Ablesungen etwa 0,0025 GM Kalisalpeter = 0,025 % eingedrungen, in den darauf folgenden 30 Minuten ebenfalls 0,0025—0,005 GM = 0,025—0,05 %. Für die ersten 15 Minuten der Versuche wird man die Menge der permeirten Substanz zunächst einmal so hoch ansetzen dürfen wie für die darauf folgenden 15 Minuten, so daß sich die Grenzkonzentration nach der ersten Stunde in den Plättchen verschoben hat um etwa 0,005—0,0075 GM gegenüber der ersten Ablesung und um 0,0075—0,01 GM = 0,075—0,1 % gegenüber dem Zustande bei Beginn der Versuche. Nach noch kürzerer Zeit als nach 15 Minuten die Plättchen zum ersten Male zu prüfen, ist übrigens ganz zwecklos. Ich habe nämlich festgestellt, daß erst nach 12—15 Minuten, ja manchmal erst nach 15—20 Minuten, das Maximum der Plasmolyse erreicht wird. Permeirt das Salz sehr langsam, wie z. B. in dem Versuche 48, so kann die Plasmolyse auch noch am Ende der zweiten Viertelstunde nach Versuchsbeginn, manchmal sogar noch länger, zunehmen. Die Exosmose, von der ich früher gesprochen habe, vermag das Ergebnis nicht wesentlich zu trüben. Sie läßt sich ja durch längeren Aufenthalt der Plättchen in Wasser ausschalten, ohne es zu verändern; außerdem würde sie, wo doch noch vorhanden, sogar auf eine noch größere Geschwindigkeit der Salzaufnahme hindeuten, als sie von mir gemessen wurde. Denn sie und die Endosmose von Salpeter würden dann ja antagonistisch wirken! —

Es fragt sich, ob man das Eindringen des Salzes auch mikrochemisch nachweisen kann. Das macht in der Tat gar keine Schwierigkeiten.

Versuche mit Diphenylamin-Schwefelsäure: Damit hat übrigens schon Janse (1888, S. 355) die Aufnahme von KNO_3 bei *Tradescantia* und *Curcuma* festgestellt. Ich benutzte eine Lösung, die 0,05 g Diphenylamin auf 10 ccm H_2SO_4 konz. enthielt. Untersucht wurden Plättchen, die 8—10 Stunden in den Kalisalpeterlösungen verweilt hatten, und zum Vergleich damit Plättchen aus denselben Längsreihen, die solange in H_2O gelegen hatten. Die Versuchsplättchen habe ich aus den KNO_3-Lösungen zunächst für $^1/_2$, 1, 2, ja 3—4 Stunden in Wasser übertragen, das zudem noch öfter gewechselt wurde. Fast stets erhielt ich mit dem Reagens bei ihnen eine sehr viel intensivere Bläuung als bei den Kontrollplättchen. Manchmal freilich bläuen sich die Plättchen schon ohne Behandlung mit KNO_3 so stark, daß der Unterschied nur gering ist.

Versuche mit Platinchlorid: Auch das Kalium habe ich nachgewiesen. Zu den wie vorher beschrieben behandelten Plättchen wurde nach Molischs (1913, S. 56) Angabe ein Tropfen einer 10proz. alkoholischen Platinchloridlösung zugesetzt: es trat fast sofort Kristallbildung ein, und zwar immer viel reichlicher als in den Kontrollschnitten. Da aber das Platinsalz auch Ammoniumsalze anzeigt, so habe ich auch noch sorgfältig ausgewaschene Schnitte, die zuvor längere Zeit in KNO_3 verweilt hatten, auf einem Platinblech verascht, die Asche mit 1 % Salzsäure aufgenommen, die Säure in der Wärme verdunsten lassen und dann zu dem Rückstande 10 % Platinchloridlösung zugesetzt: auch jetzt bildeten sich sehr viel mehr der charakteristischen Kristalle als bei der Asche der Kontrollplättchen.

Ist somit für Kalisalpeter eine ziemlich große Permeabilität nachgewiesen, so knüpft sich an meine Versuche sofort die wichtige Frage an: Wie verhält es sich mit der Permeabilität bei weiterer Fortsetzung der Versuche? Sie konnte mit derselben Methode gelöst werden. Schon die ersten orientierenden Versuche machten es sehr wahrscheinlich, daß die Permeabilität für das Salz allmählich abnimmt! Ich will einen dieser Versuche hier mitteilen.

Versuch 51. Hamburg, 25. Januar 1912.

Nach	0,15	0,16	0,17	0,18	0,19	0,2	0,21 GM KNO_3
45 Min.	0	v	3/4	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	1/2—3/4	pl	pl	pl	pl
„ 1 Std.	0	0	1/3	∞	pl	pl	pl
„ 2 „	0	0	0	1/2	pl	pl	pl
„ 2 „	0	0	0	v	pl	pl	pl
„ 16 „	0	0	0	0	1/2	1/2—3/4	pl
„ 8 „	0	0	0	0	1/2	1/2—3/4	pl

Der anfänglichen, wenn auch nicht sehr großen Permeabilität steht die fast völlige Undurchlässigkeit am Ende des Versuches gegenüber.

Eine genauere Untersuchung hat dann die Abnahme der Permeabilität außer allen Zweifel gestellt, wie die folgenden Versuche wohl zeigen, die eine Auswahl aus vielen sind.

Ich habe versucht, die Permeabilitätsverhältnisse auch in Kurven auszudrücken.

Die Kurven sind so entstanden, daß ich für jedes Plättchen die Salzaufnahme geschätzt habe, und zwar nach den Graden der anfänglichen Plasmolyse in den aufeinander folgenden Lösungen. Berücksichtigt wurden bei der Schätzung nur die Plättchen, die bei den aufeinander folgenden Ablesungen eine Abnahme der Plasmolyse erkennen ließen. Es sind, wie die Tabellen lehren, in aufeinander folgenden Stunden immer neue Plättchen, bei denen dies der Fall ist. Da nach anderen, noch mitzuteilenden Versuchen mit Sicherheit anzunehmen ist, daß sich diese im weiteren Verlaufe eines Versuches berücksichtigten Plättchen in der ersten Zeit nach Versuchsbeginn ganz ebenso wie die zuerst für die Berechnung verwendeten verhalten, so habe ich die Kurvenstücke, die für jene gelten, einfach an die entsprechenden Stellen der Kurvenstücke angeschlossen, die für die anfangs verfolgten Plättchen berechnet sind. Ich will an einem Schema das Verfahren noch verständlicher zu machen suchen. Angenommen, es wären folgende Beobachtungen gemacht worden:

Nr. der Plättchen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Nach	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125 GM
15 Min.	0	gv	1/2	3/4	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	gv	1/2	3/4	∞	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	gv	1/2	3/4	∞	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	gv	1/3	1/2	3/4	∞	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	gv	1/2	1/2	3/4	∞
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	v	1/3	1/2	3/4
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	gv	v	1/3	1/2—3/4
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	0	gv	v	1/2

Zunächst wird die Menge des eingedrungenen Salzes berechnet für die Plättchen 2—5, die anfangs allein den Rückgang der Plasmolyse erkennen lassen. Bei der Annahme, die fast stets berechtigt ist, daß der osmotische Druck in benachbarten Plättchen annähernd gleich ist, kann man aus der ersten Ablesung, 15 Minuten nach Versuchsbeginn, ableiten, daß der Zunahme der Plasmolyse von gv zu $^1/_2$, von $^1/_2$ zu $^3/_4$ und von $^3/_4$ zu ∞ jedesmal eine Konzentrationszunahme der Lösungen um 0,0025 GM Salpeter entspricht, und kann man ferner mit hinreichender Genauigkeit schließen, daß einem darauf folgenden Rückgange der Plasmolyse von $^1/_2$ auf gv, von $^3/_4$ auf $^1/_2$, von ∞ auf $^3/_4$ die Aufnahme einer entsprechenden Menge Salz gleichkommt. Nach der ersten Stunde des Versuches sind diese 2—4 Plättchen, da sie keine weitere Veränderung zeigen, erledigt. Inzwischen haben andere Plättchen, die zuvor in allen Zellen Plasmolyse zeigten, angefangen, ihre Plasmolyse auszugleichen: bereits eine halbe Stunde nach Versuchsbeginn Plättchen 7, eine Stunde nach Versuchsbeginn 8 usw. Ich verfahre nun so, daß ich die gewiß berechtigte Annahme mache, in allen diesen Plättchen wäre anfangs die Aufnahme des Salzes nach den Kurven erfolgt, die ich für die ersten Plättchen errechnet habe, ohne freilich diese hypothetischen Kurvenstücke zu zeichnen. Ich lasse also die Kurvenstücke für die Plättchen 7, 8 usw. da beginnen und an die Kurvenstücke für die Plättchen 2—6 anschließen, wo ihr Anfang hinzuzeichnen wäre, wenn man auch jene hypothetischen Anfänge hinzufügen würde. So kann ich also aus den Kurvenstücken, die für verschiedene Plättchen gelten, eine einheitliche Kurve konstruieren, zusammensetzen, die der Ausdruck ist für die Permeabilität der Epidermiszellen in den aufeinanderfolgenden Zeiteinheiten. Bedenken, die man gegen dies Verfahren geltend machen könnte, werden später noch zerstreut werden. Es ist wohl unnötig, zu sagen, daß diesem Verfahren bloß eine beschränkte Genauigkeit zukommen kann. Immerhin ist sie groß genug, um es als brauchbar bezeichnen zu können.

Die Zahlen am Ende und am Anfange eines jeden Kurvenstückes entsprechen in den Versuchsprotokollen den Zahlen der Plättchen, nach denen das betreffende Kurvenstück gezeichnet ist. Um die einzelnen Kurvenstücke besser hervortreten zu lassen, habe ich solche Strecken, die sich eigentlich decken würden, nebeneinander gezeichnet. Die erste Viertelstunde des Aufenthaltes in den Lösungen habe ich bei den Kurven nicht

berücksichtigt, weil dafür die Beobachtung direkte Anhaltspunkte nicht geben kann.

Versuch 52. Hamburg, 25. Juni 1912.

Die Plättchen hatten vor dem Versuche 18 Stunden in Wasser gelegen.

Nr. der Plättchen in der Fig. 1		1	2	3	4	5	6	7	8			
	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375
Nach	GM KNO_3											
15 Min.	0	v bis 1/3	1/2—3/4	3/4	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	1/8—1/2	v bis 1/2	3/4	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	v	v	1/3	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	gv	gv	v	1/2	3/4	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	v	1/2	3/4—∞	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	gv	v bis 1/3	3/4—∞	3/4	pl	pl	pl
„ 180 „	0	0	0	0	0	0	0	3/4	1/2—3/4	∞	∞	pl

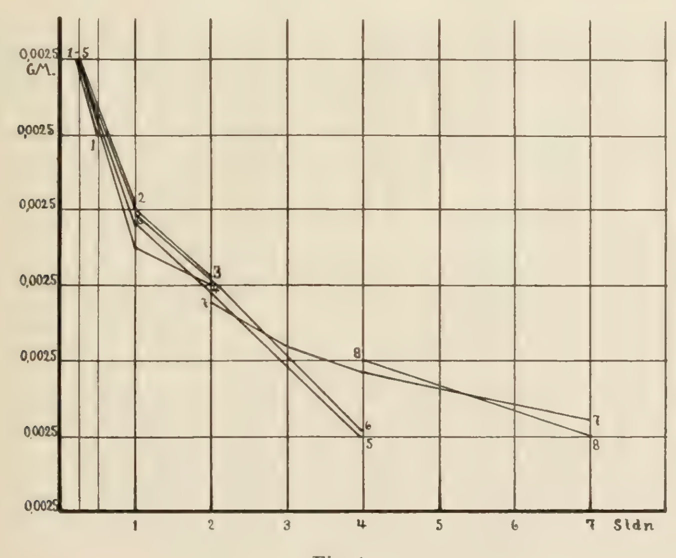


Fig. 1.

Hier ist die Abnahme der Durchlässigkeit ganz auffallend. Würde das Salz während des ganzen Versuches so schnell eindringen, wie in den beiden ersten Viertelstunden oder während der ersten ganzen Stunde des Versuches (= etwa 0,0075 GM), so müßte der Rückgang nach weiteren 6 Stunden etwa betragen $0{,}0075 \cdot 6 = 0{,}045$ GM, sich also erstrecken bis etwa zu der Lösung $0{,}1175 + 0{,}45 = 0{,}1625$ GM, wovon aber gar keine Rede ist.

Selbst wenn man die Aufnahme während der ersten Stunde sehr vorsichtig unter Außerachtlassung der Viertelstunde vor der ersten Ablesung bloß zu 0,005 GM einschätzen will, so müßte bei gleich bleibender Permeabilität der Rückgang der Plasmolyse sich nach 6 weiteren Stunden erstrecken bis zu der Konzentration 0,1475 GM, was aber auch nicht der Fall ist.

Versuch 53. Bonn, 6. Oktober 1913.

Die Plättchen hatten vor dem Versuche 1 Stunde in Wasser gelegen.

Nr. der Plättchen in der Fig. 2			1	2	3	4	5	6	7	8		
	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275
Nach						GM KNO_3						
15 Min.	0	gv	1/2	3/.	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	v	1/3—1/2	3/4	∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	0	1/3	1/2	3/4	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	v	1/3	1/2	3/4	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	gv	v	1/3—1/2	3/4	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	gv	1/3—1/2	1/2—3/4	3/4—∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	1/3	1/2	3/4	3/4—∞	∞

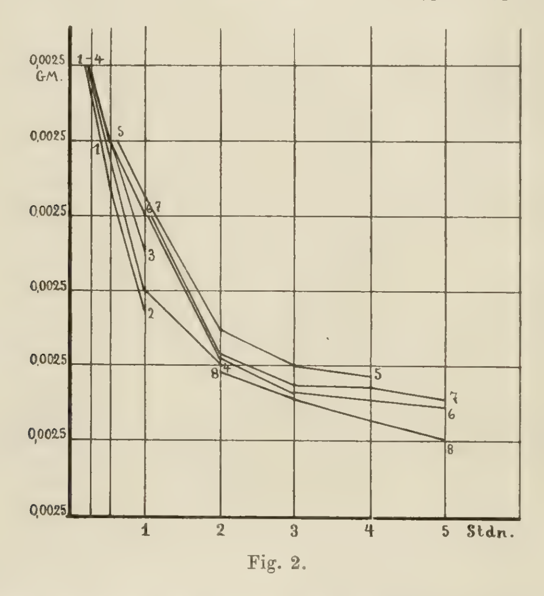


Fig. 2.

Während zwischen der ersten und zweiten Ablesung ein Rückgang der Plasmolyse um 0,0025 GM, in der ersten Stunde des Versuches um 0,0075 GM stattfindet, in dieser ersten Stunde also mindestens ebenso viel Salz eingedrungen ist, drang schließlich höchstens noch 0,0025 GM Salz pro Stunde in die Protoplasten ein.

Versuch 54. Bonn, 7. Oktober 1913.

Die Plättchen hatten vor dem Versuche $1^1/_2$ Stunde in Wasser gelegen.

Nach	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,13	0,135	0,14
	GM KNO_3											
15 Min.	0	v	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	v	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	gv	$^1/_2$	$^3/_4$	$^1/_2$—$^3/_4$	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	gv	$^1/_3$	v		$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		$^1/_2$	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		v bis $^1/_3$	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		gv	$^1/_3$—$^1/_2$	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		0	v bis $^1/_3$	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		0	v	$^3/_4$	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		0	0	$^1/_4$	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		0	0	$^1/_8$	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	∞

Auch hier wieder hat die Permeabilität abgenommen. Anfangs sind bloß 30 Minuten nötig, um die Plasmolyse von $^1/_2$—$^3/_4$ auf v sinken zu lassen, zuletzt aber für den Rückgang von $^1/_3$—$^1/_2$ auf v und für den von $^3/_4$ auf $^1/_3$ je 2 Stunden.

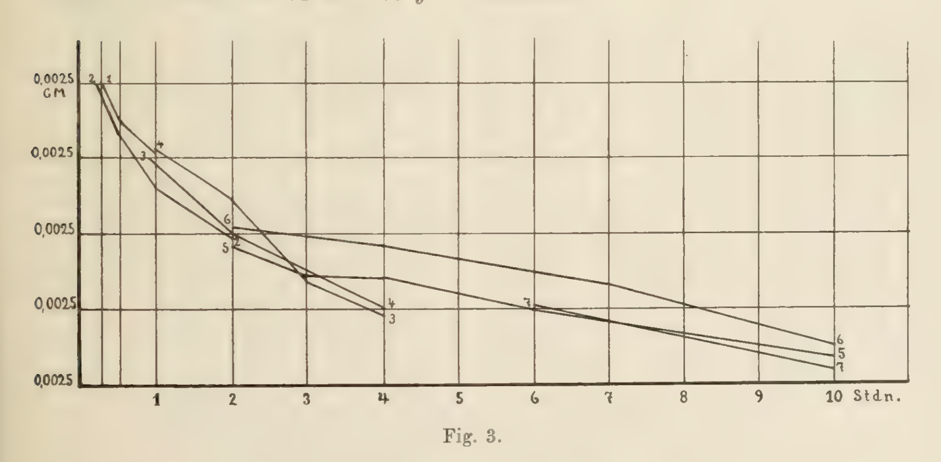


Fig. 3.

Ich habe mich darauf beschränkt, drei solche Kurven hier mitzuteilen. Man sieht daraus, daß die Durchlässigkeit anfangs schnell, dann immer langsamer sinkt! Die dritte Kurve (Fig. 3) unterscheidet sich von den beiden ersten dadurch, daß die Zellen dieses Blattes von vornherein eine verhältnismäßig geringe Permeabilität für das Salz erkennen ließen. So ist der Abfall in

der Durchlässigkeit weit geringer, als in den beiden anderen. Das Protokoll, das der Kurve zugrunde liegt, habe ich hier nicht besonders mitgeteilt; der Versuch fand am 10. Oktober 1913 statt.

Die bei den bisher mitgeteilten Versuchen verwendete Methode hat den Nachteil, daß die Abnahme der Permeabilität an vielen voneinander mehr oder weniger entfernt liegenden Plättchen beurteilt werden muß. Die Durchlässigkeit könnte ja von vornherein an verschiedenen Teilen der Mittelrippe verschieden gewesen sein, wie ich es im Winter tatsächlich gelegentlich beobachtet habe! Deshalb habe ich diese Ergebnisse ergänzt durch Versuche, wobei die Permeabilitätsabnahme an den gleichen Plättchen ermittelt wurde, und zwar so, daß ich die Plättchen eine Anzahl Stunden nach Versuchsbeginn in höhere Konzentrationen übertragen habe, worin von neuem eine Plasmolyse eintrat.

Versuch 55. Bonn, 8. Oktober 1913.

Die Plättchen hatten vor dem Versuche 45 Minuten in Wasser gelegen.

	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135
Nach						GM KNO_3					
15 Min.	0	gv	1/2	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	gv	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	v	3/4	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	gv	3/4	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	1/3—1/2	3/4	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	1/3—1/2	1/2—3/4	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	v	1/8	1/2—3/4	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	v	1/3	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	0	v	3/4	∞
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1/2	1/2

7 1/2 Stunden nach Versuchsbeginn wurden die Plättchen übertragen

	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115 GM KNO_3
aus	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115
in	0,145	0,1475	0,15	0,155	0,16
nach 15 Min.	0	gv	3/4	pl	pl
nach weit. 15 „	0	v	3/4—∞	pl	pl
„ „ 15 „	0	v	3/4—∞	pl	pl
„ „ 15 „	0	gv	3/4—∞	pl	pl
„ „ 60 „	0	0	3/4	pl	pl
„ „ 60 „	0	0	1/2—3/4	pl	pl

Versuch 56. Bonn, 10. Oktober 1913.

Die Plättchen hatten vor dem Versuche $1^1/_4$ Stunde in Wasser verweilt.

Nach	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275
	GM KNO_3										
15 Min.	0	gv	1/2	3/4—∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	v bis 1/3	1/2—3/4	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	0—1/3	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	v	1/2—3/4	3/4	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0—1/2	1/3	3/4	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	gv	v	3/4	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	1/2—3/4	3/4—∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	1/2	3/4	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	1/3—1/2	1/2	3/4	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	v	v	3/4	3/4	∞

8 Stunden 30 Minuten nach Versuchsbeginn wurden die Plättchen übertragen

aus	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115 GM KNO_3
in	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135
nach 15 Min.	0	0	0	v	1/2	1/2—3/4	∞	∞
nach weit. 15 „	0	0	v	3/4—∞	pl	pl	pl	pl
„ „ 15 „	0	gv	v bis 1/3	∞	pl	pl	pl	pl
„ „ 15 „	0	gv	v bis 1/3	∞	pl	pl	pl	pl
„ „ 60 „	0	0	v	3/4	∞	pl	pl	pl

Versuch 57. Bonn, 7. Oktober 1913.

Die Plättchen hatten vor dem Versuche 1 Stunde im Wasser gelegen.

Nach	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14
	GM KNO_3										
15 Min.	0	v	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	1/2—3/4	∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	v	1/2	3/4	∞	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	gv	1/2	3/4	1/2—3/4	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	1/3	v	3/4	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0	1/2	pl	pl	pl
„ 180 „	0	0	0	0	0	0	0	0	v bis 1/3	∞	pl

7 Stunden nach Versuchsbeginn wurden die Plättchen übertragen

	aus 0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125 GM KNO_3
nach	in 0,13	0,1325	0,135	0,1375	0,14	0,1425
15 Min.	1/3	1/3	1/3—1/2	3/4—∞	∞	pl
weit. 15 „	1/2	3/4	∞	pl	pl	pl
„ 15 „	1/2—3/4	3/4—∞	∞	pl	pl	pl
„ 15 „	1/2—3/4	3/4—∞	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	1/2	3/4	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	1/3—1/2	1/2—3/4	3/4	pl	pl	pl
„ 60 „	1/3—1/2	1/2—3/4	3/4	pl	pl	pl

Versuch 58. Bonn, 9. Oktober 1913.

Die Plättchen hatten vor Versuchsbeginn 2 Stunden in Wasser gelegen.

Nach	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375
	GM KNO_3								
15 Min.	0	gv	3/4—∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	3/4	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	gv	3/4—∞	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	1/3	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	1/2—3/4	3/4	3/4	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	1/2	1/2	1/3	3/4	∞
„ 60 „	0	0	0	0	1/3	gv	0	v bis 1/2	3/4
„ 60 „	0	0	0	0	gv	0	0	0—1/3	1/3
„ 120 „	0	0	0	0	0	0	0	0	0

8 Stunden nach Versuchsbeginn wurden die Plättchen übertragen

	aus	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225 GM KNO_3
nach	in	0,1325	0,135	0,1375	0,14	0,1425	0,145	0,1475	0,15
15 Min.		gv	v	1/2	1/2	v	v	v	1/2
weit. 15 „		gv	1/2	3/4	3/4	v	v	1/2	∞
„ 30 „		gv	1/3—1/2	1/2—3/4	1/2—3/4	gv	gv	1/3	∞
„ 60 „		0	1/3	1/2	1/2	0	0	v	3/4

Auch in diesen Versuchen also tritt die Abnahme der Durchlässigkeit klar zutage! Eine völlige Unterdrückung der Permeabilität habe ich dabei freilich nicht beobachtet. Sie läßt sich aber erreichen, wenn man nur die Plättchen genügend lange Zeit, 12 bis 20 Stunden, in den Salzlösungen läßt. Jedenfalls wird durch so lange Einwirkung des Salzes die Durchlässigkeit so weit herabgesetzt, daß man bei darauf vorgenommener Plasmolysierung im Verlaufe von 2 Stunden gar keine Veränderung im plasmolytischen Zustande mehr wahrnehmen kann. Dieser Zustand aufgehobener Durchlässigkeit wird bei den Blättern verschieden schnell erreicht. Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, daß die Zellen in Kalisalpeter erst nach 36—48 Stunden auffällig geschädigt werden, vorausgesetzt, daß man sie wenig mit der Pinzette anfaßt und sie auch sonst so wenig wie möglich stört.

Übrigens zeigen die vorhin mitgeteilten und ihnen ähnliche Versuche zugleich, daß die Permeabilität in den Plättchen, die bei der ersten Übertragung in die Kalisalpeterlösungen steigender Konzentration nicht plasmolysiert worden waren, nicht anders wie in den plasmolysierten verändert worden ist, woraus zu entnehmen ist, daß die Plasmolyse und die damit verbundene

Veränderung der Plasmahäute (etwa durch Zerreißung von Plasmafäden) einen deutlichen Einfluß auf die Permeabilitätsveränderung nicht hat.

Sehr eigenartig und auffällig ist bei den Plättchen, die nachträglich in höhere Kalisalpeterlösungen übertragen wurden, daß der Vorgang der Plasmolyse sich zeitlich völlig gegen früher geändert hat: Während bei der ersten Übertragung in die Lösungen die Plasmolyse schon nach 1/4 Stunde ihr Maximum erreicht zu haben pflegt, um dann sofort wieder abzunehmen, wird sie bei der zweiten Übertragung in die plasmolysierenden Lösungen auch noch in der zweiten, ja selbst in der dritten Viertelstunde bedeutend verstärkt. Diese Tatsache ist so wichtig, daß ich sie noch weiter durch Versuche belegen will.

Versuch 59. Bonn, 20. November 1913.

Plättchen 4 Stunden in H_2O.

	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225
	GM KNO_3									
Nach 15 Min.	0	0	0	v	gv	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	0	gv	0	1/2	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	0	0	0	1/2	1/2	∞	pl

Nach 8 Stunden aus diesen Lösungen in

	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375	0,14	0,1425	0,145	0,1475	0,15
	GM KNO_3									
nach 15 Min.	0	gv	gv	v	1/3	1/2	1/3	1/3	1/2	3/4
weit. 15 „	0	1/2	1/2	3/4	∞	∞	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	1/2	1/2	1/2—3/4	∞	∞	∞	pl	pl	pl

Versuch 60. Bonn, 18. November 1913.

Plättchen 15 Minuten in H_2O.

	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11
	GM KNO_3								
Nach 15 Min.	0	gv	v bis 1/3	3/4	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	v	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	1/3—1/2	3/4	pl	pl	pl	pl

Nach 10 Stunden aus diesen Lösungen in

	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275
	GM KNO_3								
nach 15 Min.	0	0	0	gv	gv	1/3	gv	1/2	v
weit. 15 „	0	0	0	v	1/2	3/4	3/4	∞	pl
„ 30 „	0	0	0	v	1/2	3/4	3/4	∞	pl

Versuch 61. Bonn, 19. November 1913.

Plättchen 15 Minuten in H_2O.

	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	$^1/_3$	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 30 „	0	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	∞	pl

Nach 8 Stunden aus diesen Lösungen in

	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375	0,14	0,1425 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	0	0	0	0	gv	$^1/_2$
weit. 15 „	0	0	0	gv	$^1/_3$	$^1/_2$	$^3/_4$
„ 30 „	0	0	0	gv	$^1/_3$	$^1/_2$	∞

Versuch 62. Bonn, 17. November 1913.

Plättchen 25 Minuten in H_2O.

	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	0	$^1/_3$	$^1/_2$	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	$^1/_3$	$^1/_2$	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	v bis $^1/_3$	∞	pl	pl	pl

Nach 10 Stunden aus diesen Lösungen in

	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375	0,14 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	gv	$^1/_3$	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	∞
weit. 15 „	0	$^1/_2$	∞	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	$^1/_2$	∞	pl	pl	pl	pl

Die Zunahme der Plasmolyse entspricht in fast allen Versuchen, die ich gemacht habe, 0,005—0,0075, einige Male sogar bis 0,01 GM Kalisalpeter! Es ist nicht ganz einfach, sich darüber klar zu werden, worauf diese Verlangsamung der Plasmolyse beruht. Von vornherein wird man geneigt sein, an eine Veränderung der Eigenschaften des lebenden Plasma zu denken. Zwei Möglichkeiten muß man dann aber in Betracht ziehen:

1. Die Permeabilität hat bloß für das Salz abgenommen. Dann würde die Zunahme der Plasmolyse in diesen Versuchen darauf beruhen, daß die Zeitspanne einer Viertelstunde zu kurz ist, um den Wasserausstrom aus den Zellen bis zum Gleichgewichtszustande mit der Außenlösung zu ermöglichen: am Ende der ersten Viertelstunde würde die Außenlösung dem Zellsaft immer noch um 0,005—0,01 GM nach meinen Zahlen überlegen sein. Wäre das aber so, so würde der schnelle Rückgang der Plasmolyse in den

Versuchen, wo die Schnitte zum ersten Male mit der Salzlösung in Berührung kommen, nur mit der Annahme verständlich werden, daß im Laufe der ersten Versuchsviertelstunde, also vor der ersten Ablesung, viel mehr Salz einströmt als in der zweiten und in den folgenden. Aus dem Rückgange der Plasmolyse hatte ich für die zweite Versuchsviertelstunde die Menge des eingedrungenen Salzes auf etwa 0,0025 GM geschätzt. Nimmt man für die erste ebenso viel an, so würde nach ihrem Ablaufe die Außenlösung noch immer um etwa 0,005—0,01 minus 0,0025 = 0,0025—0,0075 GM konzentrierter sein als der Zellsaft, müßte also die Plasmolyse dann nicht, wie es doch tatsächlich der Fall ist, ab-, sondern zunehmen. Soll die Plasmolyse abnehmen, so müßte in der ersten Viertelstunde nach Beginn des Versuches etwa 0,005—0,01 GM Salz eingedrungen sein. Dann würde die Abnahme der Permeabilität in der allerersten Zeit der Salzeinwirkung ganz besonders groß, ja geradezu rapid sein. Das aber wäre von allerhöchstem Interesse. Der Verlauf der Kurven, die für die Abhängigkeit der Permeabilitätsabnahme von der Einwirkung des Salzes gelten, macht die Annahme zwar zweifellos möglich, daß das Salz in der ersten Viertelstunde viel schneller als in der zweiten eindringt: haben wir doch schon gesehen, daß die Durchlässigkeit allmählich abnimmt; die Unterschiede in den Geschwindigkeiten des Durchganges zwischen der zweiten, dritten und vierten Versuchsviertelstunde sind aber immer so klein, daß eine anfänglich sehr große Verlangsamung recht wenig wahrscheinlich ist!

2. Man muß also auch daran denken, daß unter dem Einflusse des Salpeters die Permeabilität der Plasmahaut nicht bloß für das Salz, sondern auch für Wasser abgenommen haben könnte.

Beide Möglichkeiten bedurften weiterer genauerer Untersuchung. Die erstere läßt sich leider kaum, selbst bei sehr viel Umsicht prüfen mit Hilfe der isotonischen Koeffizienten, die damit zum ersten Male in den Gesichtskreis meiner Untersuchungen rücken. Ich will mich deshalb hier auf eine Untersuchung der zweiten Annahme beschränken, indem ich die Behandlung der Frage nach den isotonischen Koeffizienten mir für eine besondere Arbeit vorbehalte.

Abschnitt III. Abnahme der Permeabilität für Wasser unter dem Einflusse des Salpeter.

Ob eine solche Abnahme vorkommt, habe ich auf folgende Weise festzustellen gesucht.

In einer ersten Versuchsreihe habe ich die Plättchen einer Längsreihe abwechselnd a) sofort in die Salpeterlösungen (um 0,005 GM) steigender Konzentrationen gebracht, um verschiedene Grade der Plasmolyse zu erhalten und zugleich die Grenzkonzentration zu ermitteln, b) nach einem Aufenthalte von 8—12 Stunden in einer Salpeterlösung von 0,075 GM in die Salpeterlösungen steigender Konzentration übertragen, zum gleichen Zwecke, wie bei a. War das plasmolytische Gleichgewicht hergestellt, so wurden die Schnitte mit plasmolysierten Zellen bei a 15—30 Minuten nach Beginn des Versuchs, im Falle b etwas später in Wasser übergeführt, um die Zeiten festzustellen, die zum Rückgang der Plasmolyse nötig sind. Die Unterschiede in diesen Zeiten waren zwischen a und b so gering, daß sich aus diesen Versuchen nichts entnehmen ließ. Bei a dauerte der Rückgang etwa 3—5 Minuten, bei b etwa 4—8 Minuten. Offenbar war bei dieser Versuchsanordnung das Konzentrationsgefälle zu groß, um Unterschiede, falls vorhanden, deutlich werden zu lassen.

Deshalb habe ich die Versuche nach diesem Mißerfolge in der Weise abgeändert, daß die Plättchen zum Ausgleiche der Plasmolyse nicht in Wasser, sondern in eine hypotonische Salpeterlösung übertragen wurden, die nicht allzu sehr von der Grenzkonzentration verschieden war. Nötig ist es natürlich, daß die zur Deplasmolyse verwendeten Salpeterlösungen bei Gruppe a und b annähernd gleichen Abstand von den Grenzkonzentrationen haben.

Die mitgeteilten Protokolle, eine Auswahl aus vielen gleichen Versuchen, bedürfen einer sorgfältigen Betrachtung.

Versuch 63. Ohne längeren Aufenthalt in KNO_3 ging die Plasmolyse in einer Salpeterlösung, die um 0,01 GM schwächer als die Grenzlösung ist, zurück in 4—6 Minuten, wenn die Konzentrationsdifferenz zwischen den plasmolysierenden Lösungen und der zur Deplasmolyse verwendeten 0,025—0,06 GM betrug. In dem Plättchen, das in einer der Grenzkonzentration näheren Lösung plasmolysiert worden war (0,095), dauerte der Rückgang wie in den späteren Versuchen ein wenig länger (6—7 Minuten).

(Fortsetzung des Textes siehe S. 36.)

Versuch 63. Bonn, 1. Juni 1914.

	0,08	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135
							GM KNO_3					
Nach 15 Min.	0	1/2	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
dann in		0,075 GM										
				4 Min.[1] v 5 „ v 6 „ gv 7 „ 0	4 M. v 5 „ v 6 „ 0	4 M. 0	4 M. 0	5 M. 0	4 M. gv 5 „ 0	5 M. gv 7 „ 0	5 M. gv 6 „ 0	4 M. v 5 „ gv 6 „ 0

Die entsprechenden Schnitte der Parallelreihe 14 Stunden in 0,075 GM KNO_3,

dann in	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14	0,145
							GM KNO_3					
nach 60 Min.	0	0	0	0	0	0	0	v	1/2	3/4—∞	v	1/2
nun in	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14	0,145	0,15	0,155	0,16	0,165
							GM KNO_3					
nach 50 Min.	0	gv	0	pl	3/4	1/2	1/3—1/2	3/4	∞	pl	pl	pl
darauf in				0,1				0,125	0,12	0,105	0,105	0,105
							GM					
				5 Min.[1] ∞ 10 „ 1/2—3/4 15 „ 1/2 20 „ 1/2 25 „ 1/2				5 M. 1/2 10 „ 1/3 15 „ v 20 „ gv	5 M. 3/4 10 „ 1/3 15 „ gv	6 M. v bis 1/3 12 „ gv	6 M. v bis 1/3 11 „ gv	4 M. 3/4 6 „ 3/4 10 „ 1/3 13 „ 0

1) Alle Minutenzahlen sind hier immer vom Beginn der Überführung in die betr. Salpeterlösungen an gerechnet.

Versuch 64. Bonn, 31. Mai 1914.

	0,075	0,08	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13
	GM KNO_3											
Nach 15 Min.	0	0	0	0	0	0	0	1/2	3/4—∞	pl	pl	pl
dann in									0,1	0,1	0,095	0,095
									GM			
									5 Min.[1] v 8 „ gv 9 „ 0	7 M. 1/2—3/4 10 „ v bis 1/8 15 „ v 20 „ 0	10 M. 0	5 M. gv 6 „ 0

Die entsprechenden Schnitte der Parallelreihe 16 Stunden in 0,075 GM KNO_3,

dann in	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14	0,145	0,15	0,155	0,16	0,165
	GM											
nach 40 Min.	0	0	∞	0	0	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
dann in			0,1			0,1	0,1	0,095	0,09	0,085	0,095	0,095
			GM									
			10 Min.[1] 3/4 25 „ 1/2 50 „ v bis 1/3			5 M. ∞ 10 „ 3/4 20 „ gv	5 M. ∞ 10 „ ∞ 15 „ 1/2—3/4 20 „ 1/2 25 „ 1/3—1/2 31 „ v 42 „ gv	5 M. ∞ 10 „ 1/2 15 „ 0	5 M. pl 10 „ ∞ 20 „ ∞ 30 „ v	10 M. pl	5 M. pl 10 „ 3/4 15 „ 1/2 20 „ v 25 „ gv	5 M. ∞ 10 „ 3/4 14 „ 1/2 20 „ v 26 „ gv

1) Alle Minutenzahlen sind hier immer vom Beginn der Überführung in die betr. Salpeterlösungen an gerechnet.

Versuch 65. Bonn, 1. Juni 1914.

	0,075	0,08	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13
	GM KNO_3											
Nach 15 Min.	0	0	∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
nun in	0,075 GM											
			8 Min.[1]) 0	8 M. gv 9 „ 0	5 M. 1/8—1/2 8 „ v 10 „ gv 12 „ 0		8 M. 0	10 M. 0	7 M. gv 13 „ 0	8 M. v 10 „ gv 12 „ 0	8 M. 1/2 12 „ gv	5 M. 3/4 10 „ gv 12 „ 0

Die entsprechenden Schnitte der Parallelreihe 15 Stunden in 0,075 GM KNO_3,

dann in	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14	0,145	0,15	0,155	0,16
	GM KNO_3											
nach 40 Min.	0	0	gv	3/4—∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
nun in					0,11	0,105	0,1	0,095	0,1	0,095	0,105	0,085
					GM							
					5 Min. 1/2—3/4 10 „ v 15 „ gv	10 M. 1/8 14 „ v bis 1/3 20 „ v 25 „ gv	10 M. 1/8 14 „ v bis 1/3 20 „ v 25 „ gv	10 M. 1/2 14 „ 1/8 20 „ v 25 „ gv	10 M. 1/2 15 „ 1/8-1/2 20 „ 1/8 25 „ v 39 „ gv	10 M. 1/2—3/4 15 „ 1/2—3/4 20 „ 1/2 25 „ 1/8—1/2 40 „ gv	15 M. 3/4 20 „ 1/2—3/4 25 „ 1/2—3/4	10 M. gv

1) Vgl. Anm. 1 S. 32.

Versuch 66. Bonn, 30. Mai 1914.

	0,075	0,08	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13
	GM KNO_3											
Nach 15 Min.	0	v	pl	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
nun in	0,075 GM											
			13 Min.[1] v bis $^1/_3$ 16 „ gv		10 M. v bis $^1/_3$ 13 „ gv	7 M. $^1/_2$ 12 „ 0	7 M. $^1/_2$ 10 „ 0	10 M. v 13 „ 0	6 M. 0	8 M. v 10 „ 0	6 M. v 8 „ 0	10 M. 0

Die entsprechenden Schnitte der Parallelreihe 13 Stunden in 0,075 GM KNO_3,

dann in	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14
	GM KNO_3										
nach 60 Min.	0	0	v	$^1/_3$	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl	pl	pl	pl	pl
nun in					0,09	0,095	0,09	0,085	0,08	0,075	0,09
					GM						
					10 Min. v 15 „ gv	10 M. ∞ 19 „ $^1/_2$—$^3/_4$ 24 „ $^1/_2$ 30 „ $^1/_2$ 37 „ $^1/_2$ 52 „ 0	12 M. $^1/_2$—$^3/_4$ 15 „ $^1/_8$—$^1/_2$ 20 „ $^1/_8$ 25 „ $^1/_8$ 30 „ v bis $^1/_8$ 35 „ v bis $^1/_8$ 45 „ v	10 M. $^1/_2$—$^3/_4$ 15 „ v 20 „ 0	10 M. $^1/_2$—$^3/_4$ 15 „ v 20 „ 0	10 M. v 14 „ gv	10 M. $^1/_2$ 13 „ $^1/_3$ 20 „ v 25 „ gv

1) Vgl. Anm. 1 S. 32.

Versuch 67. Bonn, 31. Mai 1914.

	0,075	0,08	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115	0,12	0,125	0,13
	GM KNO_3											
Nach 15 Min.	0	0	0	0	0	v	v	1/2—3/4	3/4	∞	pl	pl
nun in									0,1	0,095	0,095	0,095
									GM			
									5 Min.[1] 1/3—1/2 10 „ v bis 1/3 15 „ gv	5 M. gv 6 „ 0	5 M. 0	3 M. v 4 „ gv 5 „ 0

Die entsprechenden Schnitte der Parallelreihe 14 Stunden in 0,075 GM KNO_3,

dann in	0,125	0,13	0,135	0,14	0,145	0,15	0,155	0,16	0,165
	GM KNO_3								
nach 45 Min.	∞	∞	pl	∞	pl	pl	pl	pl	pl
nun in	0,115	0,115	0,095	0,11	0,1	0,115	0,11	0,115	0,11
	GM								
	20 Min. 0	15 M. 3/4 30 „ 1/2 47 „ v bis 1/3 72 „ 0	5 M. 1/2 10 „ v bis 1/3 15 „ 0	5 M. 1/3 10 „ 0	5 M. 1/3 7 „ v 10 „ gv	5 M. 1/2 8 „ 1/3 11 „ v 16 „ 0	10 M. ∞ 20 „ 3/4 26 „ 1/2 36 „ gv	8 M. 1/3 10 „ v bis 1/3 15 „ gv 20 „ v	5 M. 3/4 10 „ v 15 „ gv

1) Vgl. Anm. 1 S. 32.

Bei den Schnitten, die in der Salpeterlösung 14 Stunden verweilt hatten, hatte sich die Grenzkonzentration von 0,085 GM auf etwa mindestens 0,125 GM verschoben. Also sind während dieser Zeit eingedrungen etwa 0,04 GM KNO_3. Demnach würde eine Salpeterlösung, die um diesen Wert konzentrierter genommen wird als die vorher zur Deplasmolyse verwendete, etwa die Lösung 0,115 GM, jetzt für die Aufhebung der Plasmolyse zu wählen sein, um ähnliche Konzentrationsgefälle wie vorher zu bekommen. Ich habe aber mit Absicht das Konzentrationsgefälle noch etwas größer genommen, in einem Falle die Lösung 0,1 und dreimal die Lösung 0,105. An und für sich geht die Deplasmolyse um so schneller vor sich, je größer das Gefälle ist. Gleichwohl war der Rückgang der Plasmolyse (10—15 Minuten) auffallend gegenüber den Kontrollschnitten verlangsamt! Dabei betrug der Unterschied zwischen den Lösungen, aus denen die Plättchen in 0,105 GM übertragen wurden, mit der Grenzkonzentration 0,03—0,045 GM, also so viel wie bei den Vergleichsversuchen.

Versuch 64. Ohne Vorbehandlung mit Salpeter betrug die Grenzkonzentration etwa 0,11 GM. Die Plasmolyse ging in Salpeterlösungen, die um 0,01—0,015 GM schwächer sind, zurück in 5, allerhöchstens 10 Minuten, nur einmal erst nach 15—20 Minuten.

Bei längerem Aufenthalt der Plättchen in 0,075 GM KNO_3 hat sich die Grenzkonzentration verschoben von 0,11 GM zu etwa 0,13 GM, also ist in die Protoplasten eingedrungen 0,02 GM KNO_3. Obwohl ich die zur Deplasmolyse benutzte Lösung nicht entsprechend stärker genommen, sondern die gleichen Lösungen, ja noch ein wenig schwächere verwendet habe als vorher, ging die Plasmolyse doch ganz auffallend langsamer zurück als in den Schnitten, die nicht in Salpeter gelegen hatten! Jetzt sind zur Deplasmolyse 25—30, ja noch mehr Minuten nötig!

Versuch 65. Die Grenzkonzentration betrug bei den nicht vorbehandelten Plättchen etwa 0,085 GM. In 0,075 GM ging die Plasmolyse zurück in 7—12 Minuten.

Nach Aufenthalt der Schnitte in Salpeter hat sich die Grenzkonzentration auf etwa 0,12 GM, also um etwa 0,035 GM verschoben. Der zuerst für die Deplasmolyse verwendeten Lösung würde jetzt also eine solche von etwa 0,11 GM entsprechen. Obwohl ich Lösungen benutzt habe, die schwächer waren, ging jetzt die Plasmolyse bedeutend langsamer zurück als zuvor. Jetzt waren dazu 20—30 und noch mehr Minuten nötig!

Versuch 66. Die Gesamtkonzentration lag bei den Plättchen, die sofort plasmolysiert wurden, ungefähr bei 0,085 GM. Die Plasmolyse ging in jener Salpeterlösung, die um 0,01 GM schwächer war als die Grenzkonzentration, zurück nach 5—10 Minuten, mit Ausnahme der Plättchen, die in einer der Grenzkonzentration sehr nahen Lösung plasmolysiert worden waren. Nach einem 13stündigen Aufenthalte in 0,075 GM hatte sich die Grenzkonzentration auf 0,11 GM, also um 0,025 GM verschoben. Der zuerst für die Deplasmolyse verwendeten Lösung würde also jetzt eine solche von etwa 0,1 GM entsprechen. Obwohl ich noch weniger konzentrierte Lösungen wählte, ging die Plasmolyse doch viel langsamer zurück.

Versuch 67. Auch hier ist die Verlangsamung der Deplasmolyse nach dem Aufenthalte der Schnitte in der Salpeterlösung auffällig.

Aus diesen Versuchen kann man jedenfalls soviel ersehen, daß die Verzögerung, mit der das plasmolytische Gleichgewicht in plasmolysierenden Salpeterlösungen nach vielstündigem Aufenthalte in hypotonischen Salpeterlösungen erreicht wird, nicht ausschließlich darauf zurückgeführt werden kann, daß die Permeabilität für das Salz wesentlich abgenommen hat. Vielmehr beruht sie, zum Teil wenigstens, auch darauf, daß noch andere Veränderungen in den Zellen vor sich gegangen sind. Welcher Art die nun freilich sind, läßt sich ganz eindeutig nicht entscheiden. Die Deplasmolyse in hypotonischen Salzlösungen ist ja ein ziemlich verwickelter Vorgang. Damit er sich vollziehe, muß folgendes sich abspielen: 1. In den Zellräumen außerhalb der plasmolysierten Protoplasten muß die Salpeterkonzentration abnehmen. Das ist nur möglich, wenn das Salz durch die Zellmembranen nach außen diffundiert. 2. Der Zellsaft muß Wasser aufnehmen, das die Plasmahäute zu durchdringen hat. 3. Dem damit verbundenen Ausdehnungsbestreben des Plama darf die Plasmahaut der Zelle keine Widerstände entgegenstellen. Die Deplasmolyse könnte sich also verzögern durch die Abnahme 1. der Permeabilität der Zellhaut für das Salz, 2. der Durchlässigkeit der Plasmahaut für Wasser oder 3. der Dehnbarkeit der Plasmahaut.

Zu bedenken ist dabei freilich, daß an dem schnelleren Rückgange der Plasmolyse in den Zellen, die zuvor nicht in Kalisalpeter gelegen hatten, auch die Permeabilität der Protoplasten für das Salz teilhaben könnte. Daß dieser Faktor in solchem Sinne wirksam sein muß, ist selbstverständlich; denn wenn nicht nur Salzmoleküle nach außen, sondern auch nach innen in die Protoplasten

abströmen, so muß die Salzkonzentration der die kontrahierten Protoplasten umspülenden Lösung abnehmen und entsprechend die Deplasmolyse beschleunigt werden. Doch scheint mir sicher, daß die größere Permeabilität der Protoplasten in den Schnitten, die nicht mit Salpeter vorbehandelt sind, allein den auffälligen Unterschied in der Geschwindigkeit der Deplasmolyse nicht erklärt. Bei diesen Zellen ging ja die Deplasmolyse in 5, höchstens 12 Minuten vor sich, d. h. in einer Zeit, während der nur ganz wenig (weniger als 0,0025 GM) Salz in die Zelle permeieren kann. Und doch war der Unterschied in der Geschwindigkeit der Deplasmolyse sehr groß auch bei solchen Zellen, die stark, d. h. mit viel stärkeren Lösungen als die Grenzkonzentrationen plasmolysiert waren. Ferner: würde jener Faktor eine beachtenswerte Rolle spielen, so sollte man eigentlich erwarten, daß die mit Lösungen, die der Grenzkonzentration sehr nahe liegen, schwach plasmolysierten Zellen schneller deplasmolysiert würden, als die in stärkeren Lösungen plasmolysierten. Gerade das Gegenteil aber war auch bei den nicht mit Salz vorbehandelten Zellen der Fall!

Die Annahme, etwa eine Verringerung der Dehnbarkeit der Plasmamembranen sei Schuld an der Verlangsamung der Deplasmolyse, ist recht wenig wahrscheinlich. Könnte nämlich die Plasmamembran dem durch die Wasseraufnahme auf sie ausgeübten Zuge nicht mehr oder nur noch unvollkommen folgen, so würde sie zerreißen, wie man es tatsächlich gelegentlich beobachtet. Die durch die Wasseraufnahme angestrebte Volumvergrößerung und die osmotischen Kräfte sind zu groß, als daß dagegen von der sehr zarten Plasmahaut eine nennenswerte Gegenwirkung ausgeübt werden könnte. Gegen die Annahme, daß die Plasmahaut durch die lange Einwirkung irgendwie fester geworden ist, spricht zudem die Leichtigkeit, mit der sich in kurzer Zeit ohne alle Faltungen der Plasmahäute in solchen Zellen immer noch normale Plasmolyse bewirken läßt!

Dagegen ist eine Entscheidung zwischen den beiden anderen Annahmen zurzeit nicht möglich. Von ihnen ist die eine von ebenso großem Interesse wie die andere! Daß die Durchlässigkeit von Kolloidmembranen für diffundierende Lösungen durch Salze und andere Verbindungen verändert werden kann, ist bekannt (vgl. Zangger 1908, Bechhold und Ziegler 1906, Walden 1892, Traube 1867, S. 141 ff.). Wir wissen gar nichts darüber, ob auch die Zellulosemembranen durch längere Einwirkung von Salzen so verändert werden können, daß sie nachher für das Salz schwerer

durchlässig sind. Immerhin ist diese Annahme viel weniger wahrscheinlich als die andere, daß es die Plasmahaut selbst ist, deren Durchlässigkeit auch für Wasser veränderlich ist. Denn für die Plasmahaut habe ich ja eine Abnahme der Durchlässigkeit für andere Stoffe exakt bewiesen.

Wirft man nun noch einmal einen Blick auf die in diesem Abschnitte mitgeteilten Versuche, so wird man sehen, daß schon von vornherein, ohne längere Behandlung der Zellen mit dem Salze, Unterschiede in der Schnelligkeit der Deplasmolyse bemerkbar sind: Gut vergleichbar sind die Versuche 63, 65 und 66, weil bei ihnen die Grenzkonzentrationen einander nahezu entsprechen und die zur Deplasmolyse verwendete Lösung die gleiche ist (0.075). Im Versuche 63 ging die Plasmolyse viel schneller zurück als bei 66 und besonders auffällig als bei 65. Folgt man mir in der Annahme, daß die Durchlässigkeit der Plasmahäute auch für Wasser veränderlich ist, so liegt die Interpretation nahe, daß die Zellen ebenso wie nach meinen Messungen für das Salz so auch für Wasser von vornherein schon verschieden durchlässig sind!

Mit solchen Verschiedenheiten dürfte es zusammenhängen, daß der plasmolytische Gleichgewichtszustand bei der Übertragung frischer, nicht mit Salpeter vorbehandelter Schnitte zwar oft schon nach 12—15 Minuten, manchmal aber erst nach 15—20 Minuten, ja noch später erreicht wird, wenn auch die Zellen solcher Blätter zugleich für Salpeter weniger durchlässig zu sein pflegen.

Abschnitt IV. Ursachen der Permeabilitätsänderungen.

Ist nun auch durch meine bisherigen Versuche eine Abnahme der Durchlässigkeit der Plasmahaut sicher festgestellt, so läßt sich mit ihnen doch noch nicht genügend exakt beweisen, daß diese Abnahme gerade dem Einflusse des Salzes zuzuschreiben ist. Die Permeabilitätsänderung könnte ja auch eine Folge sein 1. der Verwundung, die mit der Herstellung der Schnitte notwendig verbunden ist, 2. der Einwirkung des flüssigen Mediums, in dem sich die Schnitte während der Versuche befinden, 3. der verminderten Zufuhr von Sauerstoff in den Lösungen. Hier war noch eine weitere Klärung nötig.

Freilich scheinen schon meine früher mitgeteilten Versuche darauf hinzudeuten, daß hauptsächlich das Salz selbst als wirk-

samer Faktor in Betracht kommen muß: denn längerer Aufenthalt der Zellen in Wasser beeinflußte die Permeabilität, falls überhaupt, so doch sehr viel weniger als solcher in den Salpeterlösungen. Freilich läßt sich aus ihnen noch nicht deutlich sehen, ob nicht auch die anderen genannten Faktoren wenigstens einen gewissen Einfluß auf die Durchlässigkeitsverhältnisse haben! Eine genaue Untersuchung auch dieser Fragen war um so notwendiger, weil manchmal der Aufenthalt in Wasser tatsächlich die Permeabilität etwas zu ändern schien! Sie hat ergeben, daß es nicht gleichgültig ist, in welcher Jahreszeit man mit den Blättern arbeitet: Im Winter, wo die Durchlässigkeit so wie so sehr viel geringer ist als im Sommer, kann schon allein die Verwundung oder der längere Aufenthalt der Schnitte in Wasser eine bemerkbare Senkung der Permeabilität zur Folge haben, falls bei den Zellen überhaupt eine solche noch deutlich nachweisbar ist. In der „guten" Jahreszeit indessen hat weder die Verwundung, noch der Aufenthalt im destill. Wasser für die Durchlässigkeitsverhältnisse eine auffällige Bedeutung, von seltenen Ausnahmefällen abgesehen. Das habe ich sehr sorgfältig mit folgender Versuchsanordnung feststellen können: Aus den Mittelrippen gut entwickelter Blätter habe ich, wie bisher, zwei Parallelreihen von quadratischen Plättchen geschnitten. Die Plättchen der einen Reihe wurden abwechselnd folgendermaßen behandelt. Die eine Serie (A) wurde nach einem 3 Minuten langen Aufenthalt in Wasser sofort in plasmolysierende Salpeterlösungen übertragen; die Plättchen der zweiten Serie (B) wurden unter strenger Einhaltung ihrer Reihenfolge mit der Epidermisseite nach unten auf eine feuchte Schicht Filtrierpapier, die auf einem Objektträger ausgebreitet war, gelegt; der Objektträger kam für längere Zeit in einen feuchten Raum. Nach dem Aufenthalte im feuchten Raume wurden diese Plättchen wie die der ersten Serie behandelt. Die der ersten Serie entsprechenden Plättchen der Parallelreihe (C) wurden ebenso lange, wie die der zweiten im feuchten Raum, je in besonderem Gläschen in destill. Wasser, die der zweiten entsprechenden (D) desgl. in eine 0,075 GM-Salpeterlösung ebenfalls unter strenger Einhaltung ihrer Reihenfolge übertragen, um danach erst plasmolysiert zu werden. Ich teile die Protokolle über einige dieser Versuche hier mit.

Versuch 68. Bonn, 19. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	gv	x	x	pl	x	pl
weit. 15 „	0	0	$^1/_3$—$^3/_4$	x	x	x	pl
„ 30 „	0	0	v	$^1/_2$—$^3/_4$	x	$^3/_4$	pl
„ 60 „	0	0	0	0—$^1/_3$	gv	gv	$^1/_2$—$^3/_4$

Serie B. 16 Stunden im feuchten Raum, dann in

	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$— x	x	pl	pl
weit. 15 „	0	$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	x	x
„ 30 „	0	0	0	v	v	x
„ 60 „	0	0	0	0	0	gv

Serie C. 15 Stunden in destill. Wasser, dann in

	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	gv	x	pl	pl
weit. 15 „	0	0	$^3/_4$— x	pl	pl
„ 30 „	0	0	$^1/_2$	x	pl
„ 60 „	0	0	0	$^1/_2$	$^3/_4$— x

Serie D. 15 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,115	0,12	0,125	0,13	0,135 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	v bis $^1/_3$	v	$^3/_4$	v bis $^1/_3$
weit. 15 „	0	$^3/_4$	$^1/_3$	pl	$^1/_2$—$^3/_4$
„ 30 „	0	$^3/_4$	$^1/_3$	pl	$^1/_2$—$^3/_4$
„ 60 „	0	$^1/_2$—$^3/_4$	v	pl	$^1/_2$—$^3/_4$

Versuch 69. Bonn, 16. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115 GM KNO_3
Nach 15 Min.	v	$^3/_4$	x	pl	pl
weit. 15 „	0	v bis $^1/_3$	$^3/_4$	x	x
„ 30 „	0	0	0	$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$

Serie B. 17 Stunden in feuchtem Raum, dann in

	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	$^1/_2$	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$— x	pl
weit. 15 „	0	v	v	v	x
„ 30 „	0	0	0	0	$^1/_2$

Serie C. 16 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,09	0,0925	0,095	0,0975 GM KNO_3
nach 15 Min.	gv	$^1/_2$	$^3/_4$	pl
weit. 15 „	0	v bis $^1/_3$	$^1/_3$—$^1/_2$	x
„ 30 „	0	0	0	$^1/_2$—$^3/_4$

Serie D. 16 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,1375 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	$^1/_3$	$^3/_4$— x	0	x	$^3/_4$
weit. 15 „	0	$^3/_4$	pl	0	pl	pl
„ 30 „	0	$^3/_4$	pl	0	pl	pl
„ 30 „	0	$^3/_4$	pl	0	pl	pl

In anderen Versuchen wurde zur Vereinfachung die eine Serie (B im feuchten Raum) fortgelassen, da sich zeigte, daß auch der Aufenthalt in Wasser, wo ja zugleich die Verwundung Einfluß hat, die Permeabilität nicht wesentlich verändert. Übrigens sei erwähnt, daß die Serien A, B, C, D nicht immer die vorher erwähnten Beziehungen zueinander hatten: manchmal entstammten die Serien A und B. resp. C und D einer, manchmal A und C, resp. B und D einer der Längsreihen.

Versuch 70. Bonn, 19. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	$^1/_2$—$^3/_4$	x	pl	pl
weit. 15 „	0	$^1/_2$—$^3/_4$	x	pl	pl
„ 30 „	0	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$	x	pl
„ 60 „	0	v	v	x	pl

Serie B. 16 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,09	0,095	0,1	0,105	0,11	0,115 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	0	v	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	gv	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	$^3/_4$— x	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	$^1/_3$	x	pl

Serie C. 16 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,145	0,15	0,155	0,16	0,165 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	v bis $^1/_2$	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	$^1/_2$—$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 30 „	0	$^1/_2$—$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 60 „	0	$^1/_2$—$^3/_4$	pl	pl	pl

Versuch 71. Bonn, 20. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025	0,105 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	gv	$^1/_2$	x	x	pl	pl
weit. 15 „	0	0	v bis $^1/_3$	$^1/_2$	$^3/_4$	x	x
„ 30 „	0	0	0	0	$^1/_3$	$^1/_3$	$^3/_4$
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	gv

Serie B. 16 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,0875	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,105 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	v	gv	x	1/2—3/4	pl	x
weit. 15 „	0	0	0	3/4	0	x	x
„ 30 „	0	0	0	0	0	3/4	1/2
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	0

Serie C. 16 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,12	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135	0,14 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	1/2	3/4	gv	3/4— x	gv	pl
weit. 15 „	0	x	x	v bis 1/3	x	gv	pl
„ 30 „	0	x	x	v bis 1/3	x	gv	pl
„ 60 „	0	x	x	gv	x	0	pl

Versuch 72. Bonn, 23. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,0875	0,09	0,0925	0,095	0,0975 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	1/2	3/4	pl	pl
weit. 15 „	0	1/2	1/2—3/4	pl	pl
„ 30 „	0	gv	0	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	x	3/4

Serie B. 16 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,0875	0,09	0,0925	0,095	0,0975 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	1/2—3/4	x	pl	pl
weit. 15 „	0	1/2	x	pl	pl
„ 30 „	0	v	1/2—3/4	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	x	pl

Serie C. 16 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,1125	0,115	0,1175 . . .	0,13	0,1325 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	3/4	0	gv	pl
weit. 15 „	gv	x	0	1/2	pl
„ 30 „	gv	x	0	1/2	pl
„ 60 „	gv	x	0	1/2	pl

Versuch 73. Bonn, 17. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	1/2—3/4	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	1/3—1/2	x	pl	pl
„ 30 „	0	gv	x	x	pl
„ 60 „	0	0	1/3	3/4	pl

Serie B. 13 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,085	0,09	0,095	0,1	0,105 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	$^3/_4$	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 30 „	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	v bis $^1/_3$	∞

Serie C. 13 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,12	0,125	0,13	0,135	0,14 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	0	v	$^1/_2$	$^3/_4$—∞
weit. 15 „	0	0	$^1/_3$	$^3/_4$—∞	pl
„ 30 „	0	0	$^1/_3$	$^3/_4$—∞	pl
„ 60 „	0	0	gv	$^3/_4$—∞	pl

Versuch 74. Bonn, 20. April 1914.

Serie A. Sofort plasmolysiert.

	0,08	0,0825	0,085	0,0875	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1
					GM KNO_3				
Nach 15 Min.	0	gv	$^1/_3$	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	0	v	$^1/_3$—$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$—∞	∞	pl
„ 30 „	0	0	0	0	gv	v	$^1/_2$	v	$^1/_2$—$^3/_4$
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	gv	0	$^1/_3$—$^1/_2$

Serie B. 15 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,085	0,0875	0,09	0,0925	0,95	0,0975	0,1	0,1025 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	$^1/_3$	$^3/_4$—∞	∞	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$—∞	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	$^1/_3$	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$	∞	∞	pl
„ 60 „	0	0	v	gv	0	$^1/_2$—$^3/_4$	v	∞

Serie C. 15 Stunden in 0,075 GM KNO_3, dann in

	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,115	0,12 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	0	0	v	$^1/_3$	$^3/_4$	∞
weit. 15 „	0	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^1/_2$	∞	pl
„ 30 „	0	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^1/_2$	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	v	$^1/_2$	∞	∞

Solcher Versuche habe ich noch mehrere mit gleichen Ergebnissen gemacht. Sie lehren, daß die Hemmung der Permeabilität tatsächlich vor allem der Einwirkung des Salzes zuzuschreiben ist. Im Winter habe ich nun aber, wie schon erwähnt, mehrfach auch im feuchten Raume oder in Wasser eine auffallende Abnahme der Permeabilität beobachtet. Beispiel:

Versuch 75. Bonn, 18. November 1913.

A. Sofort plasmolysiert.

	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	gv	v bis 1/8	3/4	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	v	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	1/3—1/2	3/4	pl	pl	pl

B. 8 Stunden in destilliertem Wasser, dann plasmolysiert.

	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025	0,105 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	gv	1/3—1/2	3/4	∞	∞	pl
weit. 15 „	0	gv	1/3—1/2	3/4	∞	∞	pl
„ 30 „	0	0	1/3—1/2	1/2—3/4	∞	∞	pl

Ich hielt es deshalb für notwendig, in der guten Jahreszeit den Einfluß, den die Verwundung oder der Aufenthalt in Wasser auf die Permeabilität haben könnte, in sehr zahlreichen Versuchen noch weiter genau zu prüfen. In der Zeit vom 14. April bis zum 20. Mai 1914 habe ich jedesmal an einem neuen Blatte 20 Versuche folgender Art gemacht: Die Plättchen einer Längsreihe wurden abwechselnd sofort (nach 5 Minuten Aufenthalt in Wasser) und nach einem Aufenthalt von 13—18 Stunden in Wasser plasmolysiert. In diesen 20 Versuchen war bei 16 kein deutlicher Unterschied in der Schnelligkeit der Salzaufnahme zwischen den sofort plasmolysierten und den anderen Plättchen wahrzunehmen, höchstens drang in der ersten Beobachtungsviertelstunde etwas Salz weniger ein, wenn die Zellen längere Zeit zuvor in Wasser gelegen hatten. Nur bei vier Versuchen war der Einfluß des Aufenthaltes in Wasser größer. Ich führe die beiden hier an, wo dieser Einfluß am deutlichsten war.

Versuch 76. Bonn, 22. April 1914.

A. Sofort plasmolysiert.

	0,0825	0,085	0,0875	0,09	0,0925	0,095 GM KNO_3
Nach 15 Min.	gv	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	v bis 1/2	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	gv	v	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	1/2	1/2	pl

B. 13 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,0825	0,085	0,0875	0,09	0,0925	0,095 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	0	1/2	∞	∞	pl
weit. 15 „	0	0	1/2	∞	∞	pl
„ 30 „	0	0	1/3—1/2	∞	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	3/4—∞	3/4—∞	pl

Versuch 77. Bonn, 11. Mai 1914.

A. Sofort plasmolysiert.

	0,085	0,0875	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1 GM KNO_3
Nach 15 Min.	0	gv	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$—∞	pl	pl	pl
weit. 20 „	0	0	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$—∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	gv	v	$^3/_4$	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	v	$^1/_2$	$^3/_4$

B. 14 Stunden in destilliertem Wasser, dann in

	0,085	0,0875	0,09	0,0925	0,095	0,0975	0,1 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	gv	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl
weit. 20 „	0	0	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 30 „	0	0	v	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	gv	$^3/_4$	∞	pl

Man sieht sofort, mit dem Einflusse des Salzes können sich irgend welche mit der Versuchsanordnung sonst verbundene Faktoren auch nicht entfernt messen! Worauf es beruht, daß manchmal auch solche Faktoren einen geringen Einfluß haben, das wird sich wohl erst sagen lassen, wenn der Einfluß der Außenfaktoren auf die Permeabilitätsverhältnisse festgestellt ist. Um zu sehen, ob die Einwirkung der Verwundung mehr als die des Wassers dabei in Betracht kommt, habe ich Mitte und Ende Mai 1914 auch noch einmal in 7 Versuchen die Durchlässigkeit von Plättchen miteinander verglichen, von denen die einen im feuchten Raume, die anderen längere Zeit in Wasser verweilt hatten. Die Permeabilität war aber in allen so gleich mit den sofort plasmolysierter Zellen, daß sich daraus nichts anderes entnehmen läßt, als daß weder die Verwundung noch der Aufenthalt in Wasser die Permeabilität herabsetzt.

Somit dürften nunmehr folgende Sätze als gesichert hinzustellen sein:

1. Die Verwundung hat in der Regel keinen Einfluß auf die Permeabilität für das Salz.

2. Auch der längere Aufenthalt in Wasser setzt die Durchlässigkeit in der guten Jahreszeit gewöhnlich nicht oder doch nur ganz unbedeutend herab.

3. Die bedeutende Abnahme der Permeabilität, die man dagegen fast ohne Ausnahme in den Salpeterlösungen feststellen kann, beruht auf der Anwesenheit des Salzes!

Wichtige neue Fragen schließen sich hier an, die einer weiteren sorgfältigen Untersuchung bedürfen: Welche Salzkonzentrationen

beeinflussen die Permeabilität und wie ist die Geschwindigkeit der Permeabilität abhängig von der Salzkonzentration? Ich hoffe, darüber später berichten zu können.

Abschnitt V. Die Permeabilitätsverhältnisse der *Rhoeo*-Zellen für andere Salze.

Ich habe die Untersuchung nicht auf Kalisalpeter beschränkt, sondern auch die Durchlässigkeit für andere Salze in gleicher Weise wie bei jenem Salze, wenn auch nicht so eingehend geprüft.

Wo nichts anderes vermerkt ist, ging ich stets von 0,25 GM-Lösungen aus und betrugen die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Lösungen, wie bei Kalisalpeter, 0,0025 GM der Salze. Für alle Versuche dienten womöglich die Präparate pro analysi Kahlbaum.

Kaliumsalze.

a) Kaliumchlorid.

Die Permeabilitätsverhältnisse entsprechen ganz denen für Kalisalpeter: das Salz dringt sehr schnell in die Protoplasten ein, so daß die Plasmolyse bereits nach 15 Minuten zurückzugehen beginnt; nach einigen Stunden nimmt die Durchlässigkeit unter der Einwirkung des Salzes ganz bedeutend ab. Die Durchlässigkeit ist der für Salpeter so ähnlich, daß es mir an Hand meiner Versuche nicht möglich ist, zu sagen, welches Salz etwa dem anderen in dieser Hinsicht überlegen ist. Auch darin besteht Übereinstimmung zwischen beiden Salzen, daß die Permeabilität von vornherein bei den Blättern verschieden sein kann und daß Aufenthalt der Zellen in Wasser die Durchlässigkeit für die Salze meist gar nicht, manchmal aber doch ein wenig beeinflußt. Über die Permeabilität und ihre Abnahme mögen folgende Versuche orientieren.

Versuch 78. Hamburg, 21. Juni 1912.

Nach 17 Stunden Wässerung in H_2O.

	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125
	GM KCl							
Nach 15 Min.	0	v bis $^1/_3$	$^3/_4$	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	$^1/_2$	$^3/_4$	$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	gv	v bis $^1/_3$	$^1/_3$—$^1/_2$	∞	$^3/_4$	pl
„ 60 „	0	0	0	0	$^1/_3$	$^3/_4$	$^3/_4$	pl
„ 60 „	0	0	0	0	v bis $^1/_3$	$^3/_4$	$^1/_2$—$^3/_4$	pl
„ 180 „	0	0	0	0	v bis $^1/_3$	$^1/_2$—$^3/_4$	v bis $^1/_3$	pl

Versuch 79. Hamburg, 19. Juni 1912.

Plättchen 23 Stunden in destilliertem Wasser.

	0,1	0,1025	1,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175
	GM KCl							
Nach 15 Min.	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	$^3/_4$	∞	pl	pl
weit. 15 „	0	0	$^3/_4$	∞	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 30 „	0	0	$^3/_4$	∞	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl
„ 60 „	0	0	$^1/_3$—$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	$^1/_3$	$^1/_2$	$^3/_4$	pl

Versuch 80. Hamburg, 21. Juni 1912.

17 Stunden in H_2O.

Nach	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125
	GM KCl									
15 Min.	0	v	$^1/_3$	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	0	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	$^1/_2$	pl	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	gv	$^1/_3$—$^1/_2$	$^1/_2$—$^3/_4$	gv	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	v	gv	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	$^1/_2$	$^1/_3$—$^1/_2$	∞	pl
„ 60 „	0	0	0	0	0	0	$^1/_3$—$^1/_2$	0	$^1/_2$	pl
„ 180 „	0	0	0	0	0	0	v	0	0	pl

Versuch 81. Hamburg, 18. Juni 1912.

20 Minuten in H_2O.

Nach	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13	0,1325
	GM KCl										
15 Min.	v	$^1/_3$	$^3/_4$—∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl	pl
weit. 15 „	0	gv	v bis $^1/_3$	$^3/_4$—∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl	pl
„ 30 „		0	gv	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$—∞	∞	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „			0	0	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „					$^1/_3$	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl
„ 120 „					v	$^1/_3$—$^1/_2$	$^1/_2$	$^3/_4$	$^3/_4$—∞	pl	pl
„ 60 „					gv	v bis $^1/_3$	$^1/_3$—$^1/_2$	$^3/_4$	$^3/_4$	pl	pl
„ 180 „					0	gv	gv	$^1/_2$—$^3/_4$	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl
„ 14 Stdn.					0	0	0	$^1/_2$—$^3/_4$	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl

b) Kaliumbromid.

Die Durchlässigkeitsverhältnisse sind ganz so wie bei KNO_3 und KCl. Die Plasmolyse beginnt schon nach 15 Minuten zurückzugehen. In die permeabelsten Zellen wird in der ersten Stunde etwa 0,0075—0,01 GM Salz aufgenommen.

c) Kaliumchlorat.

Wie bei den vorigen Salzen. Die Plasmolyse geht schon nach 15 Minuten zurück. In der ersten Stunde dringen etwa 0,005 bis 0,0075 GM Salz ein.

d) Kaliumsulfat.

Ausgangslösung 0,125 GM K_2SO_4. Konzentrationsdifferenzen der verwendeten Lösungen: 0,0025 oder 0,00125 GM.

Auch für dieses Salz besteht eine gewisse Durchlässigkeit, doch ist sie viel geringer, als für die bisher besprochenen Kaliumsalze. Daß die Permeabilität für dieses Salz viel geringer ist als für KNO_3, habe ich durch vergleichende Versuche an einem und demselben Blatte wiederholt festgestellt. Der Rückgang der Plasmolyse beginnt nach 15—30 Minuten und die Permeabilität nimmt allmählich ab. Längere Wässerung der Schnitte setzt sehr häufig, doch nicht immer, die Durchlässigkeit für das Salz stark herab: es kommt dann nicht selten vor, daß die Zellen wohl noch für Kalisalpeter, nicht mehr aber für das Sulfat durchlässig sind.

Natriumsalze.

a) Natriumnitrat.

Auch für dieses Salz sind die Zellen permeabel, doch, scheint es, ein wenig weniger als für Kaliumnitrat: in der ersten Stunde wurde bei den durchlässigsten etwa 0,0025—0,005 GM Salz durchgelassen. Nur bei diesen begann der Rückgang der Plasmolyse nach meinen Beobachtungen schon nach 15 Minuten, sonst erst später. Bei längerer Fortsetzung der Versuche nahm die Durchlässigkeit nach einiger Zeit ab, nach einer ähnlichen Kurve, wie bei den Kalisalzen.

b) Chlornatrium.

Die Permeabilitätsverhältnisse entsprechen in allen Stücken fast völlig denen für Kalisalpeter. In der ersten Stunde permeieren etwa 0,005—0,0075 GM Salz, also, scheint's, etwas weniger als bei diesem. Auch Wässerung beeinflußt wie bei Salpeter.

Lithiumsalze.

a) Lithiumnitrat.

Auch dafür besteht Permeabilität, doch wesentlich geringere als für Salpeter. In der ersten Stunde permeieren etwa 0,0025 GM.

Die Plasmolyse ging entweder schon 15 Minuten nach Versuchsbeginn zurück oder wurde auch noch während der zweiten Versuchsviertelstunde verstärkt. Aufenthalt der Plättchen in Wasser setzte die Durchlässigkeit nur sehr wenig herab. Die Durchlässigkeit auch für dieses Salz scheint nach einiger Zeit abzunehmen.

b) Lithiumchlorid.

Alles wie bei dem Nitrat. Falls Unterschiede in der Durchlässigkeit zwischen beiden Salzen vorkommen, so sind sie von so kleiner Größenordnung, daß sie nur durch einen sehr genauen Vergleich beider Salze untereinander zu erkennen sein werden.

Magnesiumsalze.

a) Magnesiumsulfat, b) Magnesiumchlorid,
c) Magnesiumnitrat.

Bei dem ersten Salze war die Ausgangslösung 0,333 GM. Die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Lösungen betrugen 0,00333 GM. Eine Durchlässigkeit, auch nur in geringem Grade, habe ich bei meinen Versuchen mit allen diesen Salzen und den verwendeten, den plasmolytischen Grenzkonzentrationen nahe liegenden Lösungen niemals feststellen können. Das plasmolytische Gleichgewicht wird bei allen Magnesiumsalzen erst 30—40 Minuten nach Versuchsbeginn erreicht.

Strontiumsalze.

a) Strontiumnitrat, b) Strontiumchlorid.

Wie bei den vorigen keine Permeabilität. Nur zweimal sah ich bei den Versuchen mit dem Nitrat einen ganz geringen Rückgang der Plasmolyse.

Kalziumsalze.

a) Kalziumchlorid, b) Kalziumnitrat.

Ich beobachtete keine Permeabilität. Das plasmolytische Gleichgewicht wird erst 30—40 Minuten nach Versuchsbeginn erreicht. Gleiches gilt übrigens für die Strontiumsalze.

Bariumsalze.

a) Bariumnitrat, b) Bariumchlorid.

Keine Permeabilität. Das plasmolytische Gleichgewicht wird erst 30—50 Minuten nach Versuchsbeginn erreicht. In Bariumnitratlösungen beginnen die Zellen 1—1½ Stunden nach Versuchsbeginn abzusterben, ohne daß zuvor die Permeabilität erhöht worden wäre. —

Aus den Versuchen geht hervor, daß in den verwendeten, den plasmolytischen Grenzkonzentrationen nahen Konzentrationen eine nachweisbare Permeabilität nur besteht für die Alkalisalze, nicht dagegen für die Salze des Magnesium und der Erdalkalien, vielleicht Strontium manchmal ausgenommen. Von Einfluß auf die Durchlässigkeit der Protoplasten sind aber nicht allein die Kationen, sondern manchmal auch die Anionen, oder die Salzmoleküle: das Kaliumsulfat permeiert ja weit langsamer als die übrigen untersuchten Kaliumsalze.

Alle Salze, die permeieren, haben die Eigentümlichkeit, die Durchlässigkeit für dasselbe Salz nach einiger Zeit stark herabzusetzen.

Meine Beobachtungen sind noch zu unvollständig, um erkennen zu können, ob die Ionen der Salze in ähnlicher Reihenfolge verschieden stark permeabel sind und die Permeabilität herabsetzen, wie sie andere Vorgänge in kolloiden Systemen beeinflussen. Nur sehr eingehende und mühsame vergleichende Untersuchungen werden hier unsere Einsicht vertiefen können.

Abschnitt VI. Diskussion der Tatsachen.

Meine Versuche haben endlich den lange gesuchten exakten Nachweis für die alte, in neuester Zeit von manchen Seiten freilich in Ermanglung von Beweisen wieder bezweifelte Vermutung erbracht, daß die Plasmahäute unter der Einwirkung von Salzen ihre Permeabilität für die gleichen Salze verändern und zwar vermindern. Zugleich zeigen sie, daß von vornherein die Durchlässigkeit der Zellen einer Pflanze für ein bestimmtes Salz verschieden sein kann. Das Alles gilt nicht nur für einige wenige Salze, sondern für alle, für die auf plasmolytischem Wege überhaupt eine ausgesprochene Durchlässigkeit festgestellt werden

konnte. Es scheint sich also um eine ganz allgemeine Wirkung der Salze zu handeln. Von Interesse ist dabei zugleich, daß es gelungen ist, die plasmolytische Methode durch verschiedene Verbesserungen so weit zu vervollkommen, daß es damit möglich geworden ist, die Permeabilität und ihre Veränderungen im einzelnen selbst quantitativ samt ihrem Zeitfaktor recht genau zu verfolgen, fast vom ersten Augenblicke an, wo das Salz mit den Zellen in Berührung kommt. Nur für die erste Viertelstunde nach Versuchsbeginn fehlen noch die nötigen Daten, die indes vielleicht auf anderem Wege, wenn freilich zurzeit noch nicht ganz sicher, beigebracht werden können. Ich will schon hier erwähnen, daß Gründe für die Annahme sprechen, es werde in der ersten Versuchsviertelstunde nicht wesentlich mehr, sondern etwa ebenso viel Salpeter aufgenommen, wie in der zweiten (0,0025 GM). Ich werde darüber in einer weiteren Arbeit berichten. Irgendwelche Anhaltspunkte für die Richtigkeit der Behauptung Nathansohns (1903, 1904), die Salzaufnahme werde eingestellt, wenn ein bestimmtes Verhältnis zwischen Außen- und Innenkonzentration erreicht sei, haben meine Untersuchungen nicht erbracht.

So genau läßt sich jetzt mit der plasmolytischen Methode bei geeigneten Objekten arbeiten, daß man noch die Aufnahme von 0,025 % Salz mit Sicherheit messen kann! Das ist insofern wichtig, weil die plasmolytische Methode bei richtiger Anwendung mit völliger Exaktheit zu erkennen gestattet, daß in dem komplizierten System kolloidaler Membranen, aus denen die Pflanzenzellen bestehen, ganz allein das Plasma als maßgebend bei den beobachteten Erscheinungen in Betracht kommt. Man darf ja nicht vergessen, daß bei Permeabilitätsfragen auch die die Protoplasten nach außen abschließenden Zellulosehüllen als veränderliche Größen vorhanden sind, wenn ihr Einfluß auch nur gering zu sein scheint. Ebenso wie wir wissen, daß festere kolloide Membranen, als welche wir doch ohne allen Zweifel die Zellulosemembranen aufzufassen haben, auf die Diffusion verschiedener gelöster Stoffe im Vergleich mit Wasser ganz verschieden stark verlangsamend zu wirken vermögen, so scheint auch aus verschiedenen Untersuchungen hervorzugehen, daß bei kolloidalen Membranen die Diffusionskoeffizienten bestimmter Stoffe durch die Anwesenheit anderer, z. B. auch von Salzen, weitgehend beeinflußt werden können, mit anderen Worten, daß bei ihnen die Permeabilität für bestimmte Lösungen durch Anwesenheit anderer verändert werden kann (vgl. z. B. Traube, 1867,

S. 141, Zangger, 1908, Bechhold und Ziegler, 1906, Walden, 1892). Solange wir nun über die Permeabilitätsverhältnisse der Zellmembranen so unvollständig wie gegenwärtig unterrichtet sind, ist jede Versuchsanordnung zum Nachweise namentlich von geringeren Permeabilitätsänderungen im Plasma nicht eindeutig, bei der auch mit der Möglichkeit von Durchlässigkeitsänderungen in den Zellmembranen gerechnet werden muß.

Diese Fehlerquelle fällt nun bei der plasmolytischen Methode fort, wenn man sie richtig anwendet, d. h. wenn man nicht die sog. „Permeabilitätskoeffizienten" bestimmt oder die Geschwindigkeit untersucht, mit der die Plasmolyse eintritt, sondern wenn man feststellt, wie schnell die Deplasmolyse erfolgt. Da nach Kontraktion der Protoplasten der Raum zwischen den Zellmembranen und den Protoplasten von der Salzlösung erfüllt ist, so kann der teilweise oder völlige Rückgang der Plasmolyse nur auf der Permeabilität des Plasma für das Salz und können von vornherein vorhandene Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit des Rückganges nur auf Differenzen in dieser Durchlässigkeit (oder zugleich für Wasser) beruhen. Nur muß gezeigt werden, daß nicht eine regulatorische Erhöhung des osmotischen Druckes in den Zellen an dem Rückgange der Plasmolyse Schuld ist. Dieser Nachweis war bei den Zellen von *Rhoeo discolor* aber unschwer zu erbringen. So darf auch das interessante Ergebnis als gesichert gelten, daß die Permeabilität des Plasma für die Salze oder zum mindesten einen Teil von ihnen überhaupt und zumal jahreszeitlich verschieden ist.

Weit weniger eindeutig lassen sich aus den Geschwindigkeiten, mit denen die plasmolytische Kontraktion der Protoplasten nach Zusatz der permeablen Salze ihr stärkstes Maß erreicht, Schlüsse auf die Größe der Durchlässigkeit der Plasmamembranen ziehen. Man könnte ja meinen: Wird bei einem und demselben Salze das Maximum der Kontraktion schneller in einem Blatte erreicht als in einem anderen, so sei dies ebenfalls ein Beweis für Verschiedenheiten in der Durchlässigkeit für das Salz; denn die schnellere Beendigung der Kontraktion müsse ja die Folge davon sein, daß bei größerer Permeabilität der Plasmahaut die Deplasmolyse schneller einsetzt als bei geringerer. Habe ich doch tatsächlich beobachtet, daß bei nachweisbar größerer Durchlässigkeit die Deplasmolyse eher beginnt als bei schwächerer! Zu bedenken ist dabei aber, daß hier auch andere Möglichkeiten in Betracht gezogen werden

können und daß tatsächlich nach meinen Untersuchungen die Verhältnisse wesentlich verwickelter sind. Die Kontraktion bei der Plasmolyse beruht ja erstens auf einem Wasserentzuge aus den Protoplasten. Ist also etwa mit der geringeren Permeabilität des Plasma für das Salz auch eine geringere für Wasser verbunden, so wird offenbar die Plasmolyse langsamer fortschreiten müssen, als bei größerer Permeabilität für Wasser. Ferner setzt die Kontraktion bei der Plasmolyse als Vorbedingung voraus, daß die plasmolytische Lösung durch die Zellulosemembranen in den Zellraum vordringt. Kommen nun Unterschiede in der Durchlässigkeit der Membran für das Salz vor, so wird auch dadurch der Fortgang der Plasmolyse beeinflußt werden können.

Daß derartige Dinge wirklich in Betracht kommen, geht aus meinen Versuchen hervor, in denen ich untersucht habe, mit welcher Geschwindigkeit die Deplasmolyse a) nach kurzer, b) nach längerer Einwirkung von Kalisalpeter vor sich geht. Es zeigte sich da eine sehr auffällige Verlangsamung unter dem Einflusse des Salzes. Übrigens habe ich auch schon, ohne die Zellen mit dem Salze vorbehandelt zu haben, in der Geschwindigkeit der Deplasmolyse deutliche Unterschiede beobachten können, die zugleich darauf hinweisen, daß nicht erst der Einfluß des Salzes, etwa durch eine wesentliche Veränderung der Plasmamembranen, an der Verlangsamung Schuld zu sein braucht. Schon bei der Mitteilung dieser Versuche habe ich darauf hingewiesen, daß durch die Salzlösung ebenso gut eine Abnahme der Durchlässigkeit der Zellmembran für Wasser wie eine Abnahme der Permeabilität des Plasma für Wasser bewirkt sein könnte. Bei unseren gegenwärtigen Kenntnissen freilich, namentlich nachdem eine Permeabilitätsverringerung des Plasma für das Salz sicher erwiesen ist, scheint die letztere Annahme wohl plausibler, die man denn auch zur Erklärung der interessanten Tatsache vorziehen dürfte, daß die Plasmolyse in verschiedenen Blättern verschieden schnell ihr Maximum erreicht. Es wäre im Anschlusse an diese Beobachtungen hier auch auf die mit einer völlig anderen Methodik ausgeführten Untersuchungen von Lundegårdh hinzuweisen, wenn ich nach eingehendem Studium seiner Arbeit den Eindruck gewinnen könnte, daß seine Methodik Ergebnisse gezeitigt hat, die auch nur einigermaßen untereinander übereinstimmend oder in dieser Hinsicht eindeutig sind.

Meine orientierenden Versuche mit mancherlei anderen Versuchsobjekten, z. B. mit den Zellen der Blätter der Hymenophyllacee

Trichomanes radicans und denen der Koleoptilen von *Avena sativa*, die auch für manche Salze durchlässig sind[1]), weisen darauf hin, daß die von mir für *Rhoeo* ermittelte Abnahme der Permeabilität infolge der Einwirkung eben dieser Salze nicht eine vereinzelte Ausnahmeerscheinung, sondern weiter verbreitet ist. Jedoch muß ich hier darauf verzichten, sie jetzt schon mitzuteilen, weil es wie bei *Rhoeo* erst eines sehr genauen Studiums der betreffenden Objekte bedarf, ehe sich aus meinen Beobachtungen ganz eindeutig auf eine solche Permeabilitätsabnahme schließen läßt.

Wie man die Permeabilitätsverringerung unter dem Einflusse der Salze auffassen soll, läßt sich ohne weitere Untersuchungen ebenfalls noch nicht genau sagen. Man könnte ja meinen, sie sei der Ausdruck der beginnenden Schädigung der Protoplasten durch die Salze. Dann also würde der mit weiterer Schädigung bekanntlich verbundenen Erhöhung der Durchlässigkeit zunächst eine bisher unbekannt gebliebene Permeabilitätshemmung vorausgehen. Jedoch spricht nicht zugunsten dieser Auffassung die Tatsache, daß merkwürdigerweise Schädigungen anderer Art, wie z. B. Einwirkung größerer Leuchtgasmengen, die Verwundung der Gewebe bei Herstellung der Schnitte, sowie die plasmolytische Kontraktion und die damit bekanntlich verbundene Zerreißung von Plasmodesmen die Permeabilität nicht ausgesprochen herabsetzen. Gegen die Annahme einer Schädigung als permeabilitätshemmender Ursache spricht zudem die oben erwähnte Tatsache, daß schon von vornherein, ohne zuvorige Einwirkung der Salze, die Permeabilität „normaler" Zellen für ein Salz recht verschieden sein kann! Eine sichtbare Schädigung macht sich übrigens zum mindesten in den hypotonischen Salpeterlösungen erst nach 36—48 Stunden bemerkbar, also sehr viel später, als de Vries (1885, S. 531) für hypotonische angibt. Seine Beobachtung, daß bereits eine Stunde nach Übertragung der Zellen in solche Salpeterlösungen Störungen darin auftreten der Art, daß sie nach dieser Zeit das Auswaschen in Wasser nicht mehr vertragen, kann ich nicht bestätigen. Vielleicht

---

1) Ein besonders günstiges Versuchsobjekt ist vielleicht die von de Vries so viel verwendete *Curcuma rubricaulis*. Doch ist es mir trotz vieler Bemühungen erst letzten Herbst gelungen, eine kleine, unter diesem Namen in Leyden kultivierte Pflanze zu erhalten, deren Blätter und Blattscheiden indessen fast gar nicht rot gefärbt sind. Ich konnte zudem von dieser Pflanze bisher keine Teile für die Untersuchung opfern. Ich wäre für jeden Hinweis dankbar, wie ich in den Besitz der echten Form gelangen könnte.

sind meine Salzlösungen reiner gewesen. Übrigens scheint die „autonom“ oder durch die Einwirkung eines Salzes entstandene Abnahme der Durchlässigkeit zugleich eine Abnahme der Permeabilität für andere Salze und auch für Wasser nach sich zu ziehen. Über alle diese Fragen wird erst eine sehr sorgfältige Untersuchung der Abhängigkeit der Permeabilität von den Außenfaktoren Klarheit schaffen können. Versuche darüber habe ich schon begonnen. Sehr beachtenswert ist die Beobachtung, die übrigens ebenfalls noch durch weitere Versuche zu verfolgen bleibt, daß im Gegensatze zu Tröndles und Lepeschkins Angaben das Licht einen Einfluß auf die Permeabilität nicht gezeigt hat. Bei dieser Gelegenheit will ich nicht versäumen, darauf hinzuweisen, daß ich nach eingehender Beschäftigung mit der plasmolytischen Methode und mit den damit zusammenhängenden Fragen diesen Untersuchungen äußerst skeptisch gegenüberstehe, namentlich deshalb, weil die Methode der Bestimmung von „Permeabilitätskoeffizienten“ so, wie sie dort angewendet ist, irreführend ist, da sie bekannte Tatsachen der physikalischen Chemie nicht hinreichend berücksichtigt. Ich werde darauf bei einer anderen Gelegenheit zurückkommen.

Vielleicht kommt man zu einer richtigeren Auffassung der Permeabilitätsbeeinflussung durch die Salze und zugleich der Verschiedenheiten in der Durchlässigkeit unbeeinflußter Zellen für diese, wenn man nicht in erster Linie an eine Schädigung der Plasmahäute, sondern einfach an physikalisch-chemische Veränderungen dieser Häute unter dem Einflusse der Salze und an solche von vornherein bestehende Unterschiede denkt. Stellt man sich die Plasmamembranen vor als durch Berührung mit der Umgebung an der Plasmagrenzfläche entstandene kolloidale Oberflächenschichten, deren Eigenschaften in gleicher Weise von der Zusammensetzung des Plasma wie von denen der Umgebung abhängig sind, und weiter, daß die Zusammensetzung der Plasmamembranen einen Gleichgewichtszustand in diesem verwickelten Systeme zusammen- und gegeneinander wirkender Faktoren darstellt, eine Annahme, die durch das sonstige Verhalten des lebenden Plasma nahegelegt wird, so ergibt sich auch mit Notwendigkeit die Vorstellung, daß die Plasmamembran durch Einführung eines neuen Faktors in der Umgebung in geringerem oder größerem Maße ihre Eigenschaften ändern muß; bei Einwirkung eines Salzes etwa dadurch, daß eine Salz-Eiweiß„verbindung“ entsteht, oder, wie wahrscheinlicher, daß

die kolloidale Beschaffenheit der Plasmamembranteilchen sich ändert. Wissen wir doch durch die Untersuchungen mehrerer Forscher (Pfeffer 1877, S. 134ff.; 1890, S. 239; de Vries 1885; Küster 1909, 1910), daß durch längere Einwirkung von Salzlösungen die Plasmahäute sich tatsächlich sichtbar physikalisch-chemisch, manchmal sogar, wie es scheint, reversibel verändern.

Von sehr großer Bedeutung wird nun die Lösung der Frage sein, ob und wie auch organische Substanzen[1], für die das Plasma nachweisbar durchlässig ist, etwa Glyzerin[2] oder Harnstoff, und im besonderen kolloidale Stoffe, die Permeabilität für diese Stoffe und für Salze zu ändern vermögen. Ruhland (z. B. 1912) hat ja durch Versuche zu beweisen versucht, daß für Kolloide die Plasmamembran als Teilchensieb wirkt, eine Annahme, von Traube (1867) ausgesprochen, die in neuerer Zeit, wie mir indes scheint, nur auf Grund von theoretischen Erwägungen für die kolloidalen Lösungen auch von Perrin (1900, S. 542) wieder aufgegriffen worden ist. Nimmt man in den Plasmamembranen solche Poren an, die ziemlich weit sein dürften, da sie kolloidale Teilchen leicht passieren lassen, so müßte es den Salzen ein Leichtes sein, mit ihren sehr viel kleineren Teilchen durch die Haut zu permeieren. Undurchlässigkeit oder Abnahme der Durchlässigkeit wäre dann nur so verständlich, daß unter dem Einflusse der Salze bald sofort, bald allmählich, je nach der chemischen Natur des Salzes, die Poren verkleinert und für die Salzmoleküle oder -ionen verstopft werden. Dann aber müßte die Membran auch für die Kolloide unwegsam geworden sein. Auf die Literatur, die sich mit der Veränderung der Permeabilität für Kolloide unter dem Einflusse von Salzen befaßt, brauche ich hier nicht eingehen, da darin, soweit ich sehe, entscheidende Beobachtungen für die hier aufgeworfenen Fragen nicht zu finden sind. Sollten aber die Kristalloide auf prinzipiell

1) Von großem Interesse und meinen Beobachtungen mit Salzen vergleichbar wäre die Angabe von Ruhland (1912b, S. 232) für die Blätter der Zuckerrübe: „Recht bemerkenswert ist die bei allen Plasmolysen gemachte Erfahrung, daß bereits nach einstündiger Versuchszeit eine Verringerung der anfänglichen Permeabilität für Monosaccharide eintritt", wenn sie nicht aus den „Permeabilitätskoeffizienten" erschlossen wäre. Diese Koeffizienten führen aber, wie ich an anderer Stelle zeigen werde, irre und lassen Schlüsse auf die Permeabilitätsverhältnisse nicht ohne weiteres zu.

2) Für Glyzerin findet sich bei de Vries (1888, S. 252) die Bemerkung, daß die Permeabilität „im plasmolytischen Zustande allem Anschein nach geringer ist, als vor der Plasmolyse". Auf eine Abnahme der Durchlässigkeit des Plasma unter dem Einflusse des Glyzerins läßt sich daraus noch nicht ohne weiteres schließen.

andere Weise wie die Kolloide, etwa nach dem Prinzipe auswählender Löslichkeit die Plasmamembranen durchdringen, so wären Unterschiede in dem Einflusse beider auf die Permeabilität der Plasmahäute nicht unmöglich. Auch darüber hoffe ich weiterhin berichten zu können, da meine Methode solche Untersuchungen jetzt ohne Schwierigkeit exakt durchführen lassen wird.

Der Nachweis der Permeabilitätsabnahme für die Salze unter ihrer eigenen Einwirkung ist jedenfalls theoretisch in mancher Hinsicht nicht bloß für die Pflanzen-, sondern auch für die Tierphysiologie von Interesse, wie es auch wichtig ist, daß die Protoplasten sich anfangs für eine Anzahl Salze als recht durchlässig erwiesen haben. Mancherlei Beobachtungen über Stoffaufnahmevorgänge, wie z. B. die Speicherung von Salzen nur bis zu einer bestimmten, der Außenkonzentration unterlegenen Konzentration (vgl. z. B. Fitting, 1911, S. 262 ff., und die freilich sehr anfechtbaren Arbeiten von Nathansohn, 1903, 1904 und Meurer, 1909), dürften damit verständlich werden[1]. Auch eröffnet sich jetzt endlich einmal eine Einsicht in die paradoxe Tatsache, daß Salze, die die Pflanze nachweisbar braucht und in ihr Plasma aufnehmen muß, eine irreparable Plasmolyse hervorrufen. Allerdings ist dabei zu beachten, daß diese Tatsache nach meiner Arbeit, wenigstens bei bestimmten Pflanzen und gewissen Salzen, offenbar nur cum grano salis gilt: nämlich für verhältnismäßig grobe Versuchsanordnung, wie sie bisher aus Unkenntnis der tatsächlichen Verhältnisse gewöhnlich angewendet worden ist, für Konzentrationen, die die Grenzkonzentrationen bereits beträchtlich überschreiten. Dann nämlich vermag die immerhin nachweisbare Aufnahme von Salz die Plasmolyse nicht bis zu dem Zeitpunkte rückgängig zu machen, wo die Permeabilität bereits nahezu gleich Null geworden ist. Merkwürdig ist aber, daß nur die Alkalisalze, dagegen nicht Magnesium- und Erdalkalisalze mit meiner ja so sehr feinen Methode nachweisbar permeieren, obwohl zum mindesten auch das Magnesium nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen in der Zelle gebraucht wird. Wenn auch eine hinreichende Aufnahme ohne plasmolytisch nachweisbare Permeabilität denkbar ist, so liegt der Gedanke doch nahe, ob nicht vielleicht das Magnesium und ebenso die anderen, nicht permeierenden Erdalkalien in solchen Konzentrationen, wie ich sie verwendet habe,

1) Die Ansicht Ruhlands (1909b, S. 41), die Salze würden bis zum Konzentrationsgleichgewicht aufgenommen, scheint keine allgemeine Gültigkeit zu haben.

so schnell nach Berührung mit den Zellen die in geringem Maße bestehende Permeabilität herabsetzen, daß sie schon bis zum Beginn der Beobachtungen auf Null gesunken ist. Doch ist dieser Hypothese meine Beobachtung vorläufig wenig günstig, daß zwar die Permeabilität nach Einwirkung der permeablen Salze schnell zu sinken beginnt, bis auf Null aber erst nach vielen Stunden fällt. Zur Entscheidung dieser Fragen würde es von großer Wichtigkeit sein, festzustellen, was weiterhin noch geschehen soll, ob z. B. die Magnesiumsalze in sehr geringen Konzentrationen, etwa zu einer osmotisch wirksamen, sonst aber indifferenten Lösung zugesetzt, nicht doch plasmolytisch nachweisbar permeieren und wie die Alkalisalze in sehr geringen Konzentrationen die Permeabilität beeinflussen. Für alle diese Fragen dürfte die plasmolytische Methode in ihrer nun verfeinerten Form noch sehr wertvolle Ergebnisse liefern. Sie wird nach meinen Untersuchungen von keiner anderen an Genauigkeit übertroffen und wird auch die Frage zu lösen erlauben, ob die für so viele Pflanzenzellen behauptete Impermeabilität für Alkalisalze wirklich so groß ist, daß keine Deplasmolyse in den Lösungen solcher Salze erfolgt. Welche wichtigen Probleme der Stoffaufnahme dabei auftauchen, nach wieviel Seiten hier weitere Erkenntnisse Licht ausstrahlen lassen könnten, darauf brauche ich an dieser Stelle nicht noch einmal hinzuweisen. Das ist schon oft genug geschehen.

Meine Beobachtungen sind der sogenannten Lipoidtheorie der Stoffaufnahme nicht günstig, das brauche ich wohl nicht noch besonders hervorzuheben. Möglich, daß schnell eindringende Stoffe, wie Chloroform, Alkohole usw., wegen ihrer Löslichkeit in Lipoiden schnell diffundieren; die ganzen Permeabilitätsverhältnisse der Zelle können aber jedenfalls nicht von diesen Stoffen beherrscht werden! Daß die anfängliche Permeabilität der *Rhoeo*-Zellen für die Alkalisalze nicht schon Folge einer Schädigung des Plasma durch die Salze ist, wie Höber in seiner letzten Auflage der „Physikal. Chemie der Zelle und Gewebe" für ähnliche Fälle vermutet, bedarf wohl weiter keines Beweises: gerade die nachweisbar stärker schädigenden Erdalkalisalze sind ja impermeabel!

Schließlich möchte ich noch ganz kurz darauf hinweisen, daß meine Untersuchungen manche merkwürdigen, in der Literatur vorliegenden Angaben nicht zu bestätigen vermocht haben, so z. B. auch nicht die Angabe von Rysselberghe (1898), daß der osmotische Druck in den Zellen von *Rhoeo*, wenn man sie in

Lösungen osmotisch wirksamer Substanzen bringt, nach dem Weberschen Gesetze regulatorisch geändert wird.

Abschnitt VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Es wurde der Versuch gemacht, mit Hilfe der plasmolytischen Methode an geeigneten Versuchsobjekten die Geschwindigkeit zu bestimmen, mit der Salze während aufeinanderfolgender Zeitabschnitte in die lebenden Protoplasten eindringen.

Es zeigte sich dabei, daß diese Methode nach mancherlei Verbesserungen viel leistungsfähiger zur Lösung dieser Frage ist, als man auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse annehmen konnte. Es ist vor allem nötig: 1. die Konzentrationsdifferenzen zwischen den verwendeten Salzlösungen genügend fein abzustufen (etwa 0,0025 GM), 2. genau festzustellen, in welchen Intervallen und von welchem Zeitpunkte an nach Übertragung der Zellen in die Lösungen man die Ablesungen vornehmen muß, 3. sich über die Fehlergrenzen der Methode ganz klar zu werden, 4. Versuchsobjekte zu finden, die neben einer nachweisbaren Permeabilität für Salze möglichst genau gleiche osmotische Drucke in benachbarten Zellen entwickeln und die sich gut plasmolysieren lassen, und 5. diese Versuchsobjekte vor Beginn der Versuche nach allen Richtungen kennen zu lernen, z. B. auch auf das Vorkommen von Exosmose aus den Zellen in die Lösungen zu prüfen. Es zeigt sich, daß allen Anforderungen in hohem Maße die Epidermiszellen der Blätter von *Rhoeo discolor* genügen.

Die Versuche mit Kalisalpeter hatten folgende Ergebnisse: Die Plasmolyse tritt sehr schnell ein, erreicht ihr Maximum meist schon nach 15 Minuten; dann beginnt sie infolge nachweisbarer Aufnahme des Salzes zurückzugehen. In der Zeitspanne zwischen der ersten Ablesung, 15 Minuten nach Versuchsbeginn, und der zweiten, d. h. während 15 Minuten, dringen in die permeabelsten Zellen etwa 0,0025 GM Salz ein, in den darauffolgenden 30 Minuten 0,0025—0,005 GM, in der ersten Stunde nach Versuchsbeginn mindestens etwa 0,0075—0,01 GM. Die Permeabilität für das Salz ist nicht in allen Blättern gleich groß; vor allem ist sie auffallend jahreszeitlich verschieden, im Sommer groß, im Winter oft fast gleich Null. Auf die Durchlässigkeit haben Laboratoriumsluft, Leuchtgas, selbst in ziemlich großen Mengen, die Verwundung bei Anfertigung der Schnitte, längerer Aufenthalt der Zellen in Wasser,

die Plasmolyse als solche und Lichtschwankungen so gut wie keinen oder überhaupt keinen Einfluß. Nur im Winter setzte gelegentlich die Verwundung oder längerer Aufenthalt der Zellen in Wasser die an und für sich schon geringe Permeabilität manchmal merkbar herab.

Jedoch sinkt die Permeabilität für das Salz bei längerem Aufenthalt der Zellen in den Salzlösungen langsam und zwar so stark, daß sie nach 12—20 Stunden nahezu Null geworden ist. Diese Abnahme wird durch das Salz hervorgerufen. Sie beginnt, wie meine Kurven zeigen, bereits in oder mindestens nach der ersten Stunde. Sie ist umso auffälliger, je größer die Permeabilität zu Beginn der Versuche war.

Überträgt man die Zellen aus hypotonischen Salpeterlösungen, worin sie längere Zeit verweilt hatten, in hypertonische, so erreicht die Plasmolyse viel später ihr Maximum als bei den nicht vorbehandelten Zellen: im Gegensatz zu diesen, wo es nach 15 Minuten erreicht ist, erst nach $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden. Diese Tatsache läßt sich nicht einfach mit der Abnahme der Permeabilität für das Salz erklären. Genauere Untersuchung zeigte nämlich, daß bei normalen und bei den, obige Zeit in hypotonischen Salzlösungen vorbehandelten Zellen die danach durch hypertonische Salpeterlösungen erzielte Plasmolyse in Wasser verschieden schnell zurückgeht, nämlich bei jenen sehr viel schneller als bei diesen. Solche Unterschiede, wenn auch von geringerer Größenordnung, ließen sich übrigens auch oft schon und zwar zwischen den Blättern ohne solche Vorbehandlung der Zellen nachweisen. Aus diesen Versuchen geht hervor, entweder daß durch den Einfluß der Salpeterlösungen auch die Zellmembranen für das Salz schwerer durchlässig werden oder daß die Permeabilität der Plasmamembranen auch für Wasser stark herabgesetzt wird und daß Unterschiede in dieser Hinsicht schon von vornherein zwischen den Blättern bestehen können.

Ganz entsprechende Permeabilitätsverhältnisse und den gleichen Einfluß auf die Durchlässigkeit habe ich feststellen können für die anderen geprüften Kaliumsalze (Chlorid, Chlorat, Sulfat, Bromid), ferner für die Salze des Natrium (Nitrat, Chlorid) und des Lithium (Nitrat, Chlorid). Die Kaliumsalze permeieren etwa ebenso schnell wie die Natriumsalze, viel schwächer die Lithiumsalze. Dagegen konnte ich mit der plasmolytischen Methode gar keine Permeabilität für die Salze des Magnesium (Sulfat, Nitrat, Chlorid), Kalzium (Chlorid, Nitrat), Barium (Nitrat, Chlorid) und in der Regel keine

des Strontium (Nitrat, Chlorid) nachweisen. Aber nicht allein vom Kation hängt die Durchlässigkeit ab: das Kaliumsulfat permeiert von Anfang an viel langsamer als die übrigen Kaliumsalze.

Orientierende Versuche mit anderen Objekten weisen darauf hin, daß der durch meine Methode einwandfrei erwiesene Einfluß der Salze auf die Permeabilität des Plasma weiter verbreitet ist.

Gründe für die Annahme, die Permeabilitätsabnahme sei auf eine Schädigung der Protoplasten durch die Salze zurückzuführen, liegen zurzeit nicht vor.

Meine Versuche geben Aufschluß darüber, woher es kommt, daß die Plasmolyse in Salzlösungen, die die Zelle aufnehmen muß, so oft nicht zurückgeht. Sie zeigen ferner, daß eine Speicherung von Salzen nicht bis zum Gleichgewichtszustande mit der Außenlösung fortzuschreiten braucht. Sie sind der Lipoidtheorie der Stoffaufnahme nicht günstig.

Bonn, Botanisches Institut der Universität, im Juli 1914.

Literatur.

1906. Bechhold, H. und Ziegler, J., Die Beeinflußbarkeit der Diffusion in Gallerten. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 56, 1906, S. 105 ff.

1911. Fitting, H., Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 3, 1911, S. 209 ff.

1888. Janse, J. M., Die Permeabilität des Protoplasma. Verslag. en Mededeel. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Afd. Natuurkunde, III. Reihe, Bd. 4, 1888, S. 332 ff.

1894. Kohlrausch, F. und Hallwachs, W., Über die Dichtigkeit verdünnter wässeriger Lösungen. Annal. d. Physik, Bd. 53, 1894, S. 14 ff.

1910. Küster, E., Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 2, 1910, S. 689 ff.

1909. — —, Über die Verschmelzung nackter Protoplasten. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 27, 1909, S. 589 ff.

1909a. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beihefte z. bot. Zentralbl., Bd. 24, I, 1909, S. 308 ff.

1909b. — —, Über die Permeabilitätsbestimmung der Plasmamembran für gelöste Stoffe. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 27, 1909, S. 129 ff.

1911. Lundegardh, H., Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen. Kungl. Svenska Vetenskabs-akad. Handlingar, Bd. 47, 1911, Nr. 3.

1909. Meurer, R., Über die regulatorische Aufnahme anorganischer Stoffe durch die Wurzeln von *Beta vulgaris* und *Daucus Carota*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46, 1909, S. 503 ff.

1913. Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.

1903. Nathansohn, A., Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38, 1903, S. 242 ff.

1904. — —, Über die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia*. Ebenda, 1904, Bd. 39, S. 607 ff.

1904b. — —, Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnahme. Ebenda, Bd. 40, 1904, S. 403 ff.

1912. Osterhout, W. J. V., The permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. Science, Bd. 35, 1912, p. 112 ff.

1913. — —, Some quantitative researches on the permeability of plant cells. The plant world, Bd. 16, 1913, p. 129 ff.

1900. Perrin, J., Parois semi-perméables. Rapports congr. internat. de physique Paris, Bd. 1, 1900, p. 531 ff.

1877. Pfeffer, W., Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.

1890. — —, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. 16, 1890, S. 187 ff.

1912. Renner, O., Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biol. Zentralbl., Bd. 32, 1912, S. 486 ff.

1909a. Ruhland, W., Zur Frage der Ionenpermeabilität. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 1, 1909, S. 747 ff.

1909b. — —, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46, 1909, S. 1 ff.

1912a. Ruhland, W., Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, 1912, S. 376 ff.

1912b. — —, Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris* (Zuckerrübe). Ebenda, Bd. 50, 1912, S. 200 ff.

1898. Rysselberghe, F. van, Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. Mém. couronn. Acad. royal. des sciences de Belgique, 8°, Bd. 58, 1898, S. 1 ff.

1867. Traube, M., Experimente zur Theorie der Zellenbildung und Endosmose. Archiv f. Anatomie, Physiologie u. wiss. Medizin, Jahrg. 1867, S. 87 ff.

1910. Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, 1910, S. 171 ff.

1884. Vries, Hugo de, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 14, 1884, S. 427 ff.

1885. — —, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, S. 465 ff.

1888. — —, Ueber den isotonischen Coeffizient des Glycerins. Bot. Zeit., Bd. 46, 1888, S. 229 ff.

1892. Walden, P., Über die Diffusionserscheinungen an Niederschlagsmembranen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 10, 1892, S. 699 ff.

1908. Zangger, H., Über Membranen und Membranfunktionen. Ergebn. d. Physiologie, Bd. 7, 1908, S. 99 ff.

Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie.

Von

David M. Mottier.

Mit 3 Textfiguren.

Im Jahre 1908 hat Miss Caroline A. Black unter der Aufsicht des Verfassers eine Reihe Experimentaluntersuchungen über die Prothallien von zwei ziemlich weit verbreiteten tropischen Farnen, nämlich: *Dryopteris stipularis* (Willd.) Maxon und *Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron. *(Nephrodium molle)* mit Bezug auf die Erscheinung der Apogamie angestellt. Diese Arbeit erschien wünschenswert, da Yamanouchi (1908) in der zuletzt genannten Spezies die Entdeckung der Entwicklung von apogamen Sporophyten mit der haploiden Anzahl von Chromosomen verkündigt hatte. Yamanouchi gelangte zu diesen apogamen Embryonen dadurch, daß er die Prothallien im direkten Sonnenlicht kultivierte und die Befruchtung ausschloß, indem er die Pflanzen von unten bewässerte und verhinderte, daß irgend eine Flüssigkeit von oben auf die Pflanzen fiel.

Miss Black wiederholte zuerst Yamanouchis Experimente mit *Dryopteris stipularis*, soweit es aus der Beschreibung der von diesem Verfasser angewandten Methoden möglich war, mit dem Resultat, daß keine apogamen Embryonen, sondern anstatt dessen sonderbar eingebettete Antheridien zugleich mit normalen männlichen Organen gefunden wurden. Man hat auch gewisse andere Eigentümlichkeiten in bezug auf die Entwicklung der Archegonien bemerkt. Angesichts dieser Tatsachen wurde beschlossen, die Beobachtungen auf *Dryopteris mollis*, die Spezies, die Yamanouchi genau untersucht hatte, auszudehnen mit dem Resultate, daß eingebettete Antheridien, die identisch mit denen in *Dryopteris stipularis* gefunden worden waren, auch in dieser Spezies

vorkamen. Die Experimente wurden mit beiden Spezies im Laufe des Winters, des Frühlings und des Frühsommers wiederholt. Kein einziger apogamer Embryo war in den beiden Arten zu entdecken, auch war kein Gebilde weder makroskopisch noch mikroskopisch wahrzunehmen, das irgendwelche wirkliche Ähnlichkeit mit einem von den apogamen Gebilden aufgewiesen hätte, die in der gesamten zugänglichen Literatur über dieses Thema abgebildet oder beschrieben worden sind.

Weil es notwendig war, die Prothallien unter normalen Bedingungen auf trockenerem Boden zu ziehen, um die Befruchtung auszuschließen, so folgerte man, daß die eingebetteten Antheridien sich unter der Wirkung der Trockenheit und des direkten Sonnenlichtes entwickelt hätten.

Während der vier letzten Jahre hat der Verfasser im Laufe des Winters, Frühlings und Frühsommers Reihen von Prothallienkulturen der beiden oben erwähnten Spezies und auch die von *Matteuccia Struthiopteris* (L.) Todora *(Onoclea Struthiopteris* Hoffm.) unter Beobachtung gehalten. Der Zweck dieser Forschungen war, wenn möglich, zu bestimmen, ob die eingebetteten Antheridien durch die Wirkung der Trockenheit oder des direkten Sonnenlichtes oder durch beides hervorgebracht worden waren und außerdem festzustellen, ob apogame Auswüchse bei *Dryopteris mollis* sich entwickeln ließen, und sollte das der Fall sein, unter welchen Kulturbedingungen. Die dabei angewandten Methoden und die erlangten Resultate werden in den folgenden Zeilen auseinandergesetzt werden.

Das Material und die Methoden.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Alois Frey wurden sporentragende Wedel von *Dryopteris mollis („Nephrodium molle")* aus den Gewächshäusern des Lincoln Parks in Chicago bezogen. Dies ist eine sehr weitverbreitete tropische Spezies, die in Treibhaus-Farnkrautpflanzungen häufig gezogen wird. Man hat diese Pflanze in den Gewächshäusern des Lincoln Parks mit dem Namen *„Nephrodium molle"* bezeichnet. In den Sporen der oben besprochenen Wedel hat Miss Black das Material für ihre Untersuchung gefunden, und von diesen hat sie mehrere prächtige Exemplare gezüchtet, deren Sporen das Material zu der folgenden Untersuchung lieferten. *Dryopteris stipularis* wurde aus Kuba bezogen.

Herrn Professor Carl Christensen in Kopenhagen wurden Herbarium-Exemplare dieses „*Nephrodium molle*" zugeschickt. Er hat die Identität dieser Pflanzen mit *Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron.[1]) festgestellt.

Die Prothallien wurden auf sterilisierter Erde (leaf mould) in Blumentopfuntersätzen gezogen. Wasser wurde den Pflanzen stets vermittels Bewässerung von unten zugeführt. Um die Flüssigkeitsmenge hinlänglich zu regulieren, wurde der Boden des die Erde enthaltenden Untersatzes 3—5mal durchlöchert. Dieser Untersatz wurde in einen zweiten, etwas größeren gesetzt. Das in den äußeren Untersatz gegossene Wasser drang allmählich durch den inneren und danach durch die Erde hinauf. Die in den äußeren Untersatz eingegossene Wassermenge regelte den Feuchtigkeits- oder Trockenheitsgehalt der Erde. Um die Verdunstung zu regulieren und um fremde Sporen auszuschließen, wurde jede Kultur mit einer hohen Glasglocke bedeckt. Ein etwa 4 cm dicker Holzklotz wurde unter den Rand der Glasglocke gelegt, um die Ventilation zu regulieren und um die Glasglocke derart zu neigen, daß das Hinunterfallen der sich auf der unteren Seite der Kuppel bildenden Wassertropfen verhindert wurde (Fig. 1). Die Erde wurde stets derart vom Rande zurückgedrängt, daß ein kleiner Graben gebildet wurde, der sich zwischen der Erde und dem Rande um den ganzen Untersatz erstreckte. Dieser Graben erwies sich aus mehreren Gründen sehr nützlich. Falls die Oberfläche der Erde

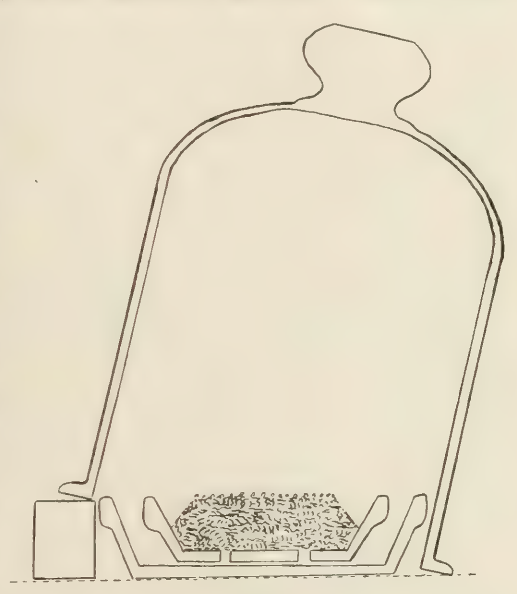


Fig. 1.
Apparat zur Kultur von Prothallien.

1) Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift., VII. 10, 191—192, 1913. Index Filicum. Supplementum, S. 26, 1906—1912.

die Neigung zeigte zu schnell auszutrocknen (ein Zustand, der sich nach kurzer Zeit einstellte, wenn die Kulturen dem hellen Sonnenlicht ausgesetzt wurden), so konnte man das Aufsteigen der Feuchtigkeit in der Erde sehen und dadurch verhindern, daß die Oberfläche zu naß würde. Man fand nicht nur, daß verschiedene Feuchtigkeitsverhältnisse in derselben Kultur vorhanden waren, sondern auch Verschiedenheiten in der Beleuchtung: denn die Prothallien auf dem südlichen Abhang des Grabens genossen die direkten Sonnenstrahlen, während diejenigen auf dem nördlichen Abhang sich etwas im Schatten befanden, besonders in den früheren Stadien des Wachstums. Die Erde im Graben war immer feuchter, als die auf der ebenen Oberfläche. Es war gewöhnlich genügend Feuchtigkeit im Graben vorhanden, um die Befruchtung zu sichern. Andererseits konnte man der ebenen Oberfläche der Kultur eine Wassermenge zuführen, die für das langsame Wachsen der Prothallien hinreichte, aber nicht genügte, um ihre Befruchtung zustande zu bringen. Kulturen, die ich gegenwärtig unter Beobachtung habe, zeigen am 13. März, 5 Monate nach dem Aussäen, folgende Resultate der Feuchtigkeitsregulation. In dem Graben bringen fast alle Prothallien normale Sporophyten hervor, wovon viele 5 oder 6 Blätter tragen, und von diesen haben die größeren eine Länge von 5—6 cm. Auf der ebenen Oberfläche dagegen ist kein einziger Sporophyt unter den Hunderten von Prothallien zu sehen. Die Mehrzahl dieser Prothallien ist in einem gesunden Zustande. Einige haben eine Breite von 5—8 mm. Sie fahren fort Geschlechtsorgane zu entwickeln.

Die Kulturen wurden fortwährend nebeneinander unter Beobachtung gehalten, bei wechselnden Beleuchtungs- und Feuchtigkeits-Verhältnissen, die von einem etwas trockenen Boden und direktem Sonnenlicht zu solchen, die für diese Prothallien normal waren, übergingen. Unter „normalen Zuständen“ versteht man gute diffuse Beleuchtung mit etwas direktem Sonnenschein frühmorgens oder spätnachmittags und einen einheitlich feuchten Erdboden. Um eine diffuse Beleuchtung zu bekommen, wurde entweder eine beschattete Stelle im Gewächshaus gewählt oder das direkte Sonnenlicht dadurch ausgeschlossen, daß man Stücke von dünnem, weißen Seiden- oder Filtrierpapier auf die äußere Seite der Glasglocke klebte. Die Zucht von Farnprothallien, die den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt werden, mit genügend trockener Erde und Luft, um die Befruchtung auszuschließen, bietet im Spätherbst und im

Winter keine großen Schwierigkeiten, aber wie weiter unten gezeigt wird, ist es fast unmöglich, dieselben in Indiana im Spätfrühling und im Sommer zu ziehen.

Beobachtungen und Ergebnisse in Beziehung auf eingebettete Antheridien.

Aussaaten von *Dryopteris stipularis* und *Dryopteris mollis* wurden zu verschiedenen Malen im Laufe des Herbstes, Winters und zu Anfang des Frühlings gemacht. Die Kulturen wurden in Doppelreihen, jede unter drei verschiedenen Bedingungen gezogen, nämlich: erstens in einer normalen (d. h. idealen) Umgebung, zweitens im direkten Sonnenlicht und drittens unter Verhältnissen, wo das direkte Sonnenlicht, wie schon oben erwähnt, vermittels dünnen weißen Papiers ausgeschlossen wurde. Die beiden letzteren Kulturen standen immer nebeneinander auf demselben Tische. Die Befruchtung wurde bei all diesen Kulturen soweit wie möglich verhindert. Viele auf oben erwähnte Weise gezüchtete Prothallien dieser beiden Spezies wurden sorgfältig in Paraffin eingebettet, dann geschnitten und gefärbt. Eingebettete Antheridien wurden (wie es Miss Black schon beschrieben hat) in beiden Spezies von *Dryopteris* und unter den verschiedenen Kulturverhältnissen entwickelt. Das heißt, sie kamen vor bei Prothallien, die unter normalen Verhältnissen gezogen wurden, bei denen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt und im Graben gut bewässert wurden, ferner bei den trockener gehaltenen und unmittelbar beleuchteten Kulturen und ebenso bei denjenigen, die eben feucht genug gehalten wurden, um entweder im direkten Sonnenlicht oder im Schatten gedeihen zu können. Die von dem Verfasser beobachteten Antheridien stimmen morphologisch vollständig mit den von Miss Black beschriebenen überein (l. c. Fig. 8, 9, 15, 16). Die Prothallien mit tiefliegenden Antheridien brachten auch immer solche hervor, die vollkommen normal schienen. Eigentümlichkeiten in den Archegonien, die den von Miss Black abgebildeten glichen, wie z. B. tiefliegende Ei- und Bauchkanalzelle, wurden auch bemerkt. Die Trockenheit mag ja die Erzeugung der eingebetteten Antheridien erleichtern, aber ob sie dies als unmittelbares Reizmittel oder bloß durch die Verlängerung des Lebens der Prothallien bewirkt, kann man nicht mit Sicherheit feststellen. Auf jüngeren Prothallien wurden keine eingebetteten Antheridien ent-

deckt, sondern zum größten Teil auf denen, die ein etwas massives Archegonialpolster entwickelt hatten. Alter und Größe der Pflanze trugen wohl zur Hervorbringung solcher Gebilde bei. Aber da eingebettete Antheridien sich auch auf Pflanzen fanden, die unter normalen Bedingungen gezogen worden waren, so ist es nicht wahrscheinlich, daß sie sich bloß unter der Wirkung der Trockenheit entwickelt haben. Unter normalen Verhältnissen werden sich Prothallien von diesen beiden Arten von *Dryopteris* finden, bei denen die Befruchtung keines Eies stattgefunden hatte, mit dem Ergebnis, daß die Pflanzen außergewöhnlich groß geworden sind. Es haben sich tiefliegende Antheridien in diesen Prothallien gefunden. Es wäre zu erwähnen, daß auch Übergänge von vollkommen normalen zu typisch eingebetteten Antheridien vorkommen. Angesichts der erwähnten Tatsachen darf man mit Recht den Schluß ziehen, daß bei *Dryopteris stipularis* und *Dryopteris mollis* unter den älteren Prothallien die Neigung besteht, tiefliegende Antheridien nebst normalen männlichen Organen hervorzubringen, und daß diese Gebilde nicht notwendigerweise unter der Wirkung der Trockenheit zur Entwicklung gelangen.

Über Apogamie.

In bezug auf die Apogamie, die in den aus normalen Sporen entwickelten Prothallien bewirkt wird, wie es schon W. H. Lang und andere beschrieben haben, sind diese Untersuchungen von Interesse, insofern sie beweisen, daß apogame Sporophyten in gewissen Farnen nicht als Ergebnisse von Verhältnissen, denen man dieses Phänomen bisher zugeschrieben hat, erzeugt werden. Bevor wir in eine ausführlichere Beschreibung dieser Beobachtungen und Ergebnisse eintreten, wäre es wohl ratsam, eine bündige geschichtliche Übersicht über die dabei in Betracht kommende Phase der Apogamie zu geben, erstens um die morphologischen Tatsachen, auf denen die Erkennung eines apogamen Auswuchses gegründet ist, klar darzulegen und zweitens, um im allgemeinen den Umfang der Gattungen und Arten zu bestimmen, bei denen diese Abnormalität schon berichtet worden ist. Apogame Auswüchse in aposporen Prothallien werden dabei nicht in Betracht gezogen.

Farlows Untersuchungen über *Pteris cretica* (1874) verdanken wir die erste genaue Beschreibung des Ursprungs eines apogamen Sporophyts in einem Farnkraut. Auf aus Sporen ge-

züchteten Prothallien fand Farlow Farnkräuter, die als vegetative Auswüchse aus dem archegonialen Meristem entsprungen waren. Auf diesen Prothallien wurden keine Archegonien bemerkt, es waren aber Antheridien vorhanden.

Ein paar Jahre später hat de Bary (1878) Farlows Beobachtungen bestätigt, und die Apogamie in drei anderen Formen: *Aspidium filix mas cristatum*, *A. filix mas genuinum* und *A. falcatum* beschrieben. Bei all diesen Formen wurden die verwendeten Prothallien aus Sporen gezogen. Auf diesen Prothallien ist entweder das eine oder das andere der Geschlechtsorgane unvollkommen entwickelt oder auch gar nicht vorhanden. De Bary gibt den Zeitverlauf zwischen dem Aussäen der Sporen und dem Erscheinen des apogamen Auswuchses nicht an, aber er bemerkt, daß diese Gebilde sich in *Pteris cretica* erst dann entwickeln, nachdem die Gametophyten regelmäßig herzförmig geworden waren und eine Breite von etwa 2 mm hatten, oder zur Zeit der Erscheinung der ersten Archegonien. Die primären Auswüchse entstehen als kleine Anschwellungen auf dem archegonialen Meristem dicht hinter der Herzbucht. In der apogamen Anschwellung kommen zuweilen Tracheiden vor. Die von Farlow und de Bary untersuchten Pflanzen wurden unter normalen Verhältnissen gezogen. Ihr morphologisches Beweismaterial ist klar und unbestreitbar.

Im Jahre 1898 beschreibt Lang die Entwicklung von apogamen Auswüchsen auf den Prothallien der folgenden Arten und Varietäten: zwei Varietäten von *Scolopendrium vulgare* Sm., namentlich Var. *ramulossisimum* Wall. und Var. *marginale; Nephrodium dilatatum* Desv., Var. *coronans* Barnes: *Aspidium aculeatum* Sev., Var. *multifidum* Wall., *A. angulare* Willd., Var. *foliosum multifidum* und Var. *acutifolium multifidum; Athyrium niponicum* Mett. normale Form und Var. *cristatum;* drei Varietäten von *Filix-femina* Bernh., *percristatum* Cousens, Var. *cruciata-cristatum* und Var. *coronatum* Lowe; *Polypodium vulgare* L., Var. *grandiceps* Fox; *Aspidium frondosum* Lowe und Varietäten von gekämmt und normalen Formen von *Nephrodium Filix-mas*. In fast all diesen Farnen haben sich die apogamen Auswüchse als zylindrische Fortsätze direkt aus der Spitze der Prothallien oder aus der Unterfläche unmittelbar hinter der Spitze oder als Archegonialhöcker entwickelt. Diese Auswüchse erschienen bei alten Prothallien, die wenigstens 2 Jahre oder noch länger unter Kultur gestanden hatten, denn normale Embryonen wurden bei allen Arten hervor-

gebracht, wenn die Verhältnisse es zuließen. Mit einer einzigen Ausnahme wurde die Apogamie in Langs Kulturen als Ergebnis fortgesetzter Kultur, zeitweilig sogar im direkten Sonnenlicht, zustande gebracht, während welcher Zeit die normale Befruchtung dadurch verhindert wurde, daß man den Zugang flüssigen Wassers von oben abstellte. Der einzige Fall von unmittelbarer Apogamie, d. h. einer Apogamie, die entstanden ist, ohne daß der Einfluß äußerer Bedingungen irgendwie wahrnehmbar gewesen wäre, hat sich bei *Nephrodium pseudo-mas* Var. *polydactylum* Dadds gefunden. Lang deutet darauf hin, daß der zylindrische Höcker (cylindrical process), den man in längere Zeit gezogenen Kulturen findet (der zylindrische Höcker ist eine direkte Fortsetzung des Mittelpolsters), ebenso wie das dicke massive Mittelpolster sich zweifellos unter der Einwirkung größerer Trockenheit entwickelt hat, da dieser Höcker eine diesen Bedingungen besser angepaßte Form ist.

Hier wäre es wohl von Interesse, zu erwähnen, daß einige der zylindrischen Höcker Blätter und Wurzel entwickelten, während andere Sporangien nebst Ramenta trugen. Tracheiden kommen auch vor. Nach Langs Abbildungen zu schließen, scheint es, daß die Wurzeln, einige Fälle ausgenommen, spät zum Vorschein kamen, wenn sie sich überhaupt entwickelten.

Unter den Arten, bei denen Apogamie von Farmer und Digby (1907) beschrieben worden ist, ist *Lastrea pseudo-mas* Var. *polydactyla* Wills die einzige, bei der die Prothallien aus Sporen erzeugt wurden. Bei dieser Art zeigen die Prothallien keine üppige Entwicklung von Antheridien, und Archegonien sind gar nicht vorhanden. Es wurde beobachtet, daß in gewissen Zellen der jüngeren Teile der Prothallien, in den Flügeln sowohl als in den dickeren Teilen, die Kerne in benachbarte Zellen hinübergingen und sich dort mit den Kernen dieser Zellen vereinigten. Diese Verschmelzung von Kernen wird von den beiden Verfassern als Ersatz für den Geschlechtsakt angesehen. Der Embryo erscheint zuerst als Anschwellung ähnlich dem von *Nephrodium pseudo-mas* Var. *polydactylum* Dadds, wie es Lang (l. c., 1898, S. 214) beschrieben hat. Lang erwähnt das Vorkommen von zweikernigen Zellen in den meristematischen Gegenden der Prothallien von *Scolopendrium vulgare*, bei denen keine Andeutungen einer vorhergehenden Teilung wahrnehmbar waren (l. c. Fig. 21, 22).

Obgleich wir hier eigentlich nichts mit der Entstehung von apogamen Strukturen auf Prothallien, die auf einen aposporen Ur-

sprung zurückgehen, d. h. Auswüchse vom Rande der Blätter des Sporophyts sind, zu tun haben, so wären doch wohl die Fälle von *Athyrium Filix-femina* Var. *clarissima* Bolton und *Scolopendrium vulgare* Var. *crispum Drummondae* erwähnenswert. Bei diesen Pflanzen entsprangen die apogamen Embryonen aus der Zelle im Archegonium, die der Eizelle entspricht. Diese aposporen Prothallien unterscheiden sich dadurch von normalen, daß sie die diploide Anzahl von Chromosomen haben, obgleich sie Antheridien mit freibeweglichen Spermatozoiden und Archegonien von ähnlichem Bau wie bei den normalen Prothallien hervorbringen. Solche „Eier" könnten natürlich nicht befruchtet werden, und man dürfte sie wohl mit Recht merkwürdige Fälle von physiologischem Parallelismus nennen.

Im Jahre 1908 veröffentlichte Woronin einen Bericht über die apogame Entstehung von Farnen bei *Pellaea niva* (Prt.) *(Notochlaena niva)* (Desv. Hk. Bk.), *P. tenera*, *P. flavens (Notochlaena flavens)*, *N. Eckloniana* und *N. sinuata*, deren Prothallien aus Sporen gezogen worden waren. Es waren lauter Fälle der direkten Apogamie, d. h., sie wurden unter normalen Bedingungen der Kultur entwickelt. Das Problem bietet keine Schwierigkeiten dar, da sich keine Archegonien auf den apogamen Prothallien entwickelten. Eine langausgedehnte Kultur war auch nicht nötig, da apogame Triebe in einer verhältnismäßig kurzen Zeit erschienen, z. B. bei *Pellaea flavens* in 5 Wochen nach der Aussaat. Wie in den von Lang beschriebenen Fällen, so entspringen auch apogame Sprosse aus Höckern, die unmittelbar aus der Herzbucht oder aus Anschwellungen, die sich dicht hinter derselben befanden, herauswuchsen. Woronin nennt den apikalen Auswuchs „ein verkümmertes Blatt", woraus man wohl schließen darf, daß das Gebilde abgeplattet und weniger massiv gewesen sei, als der von Lang beschriebene zylindrische Fortsatz. Wurzeln entwickelten sich immer spät, häufig erst nach dem zweiten oder sogar dritten blattähnlichen Gebilde, oder nachdem der Stammscheitel zum Vorschein gekommen war.

Die von Heilbronn (1910) an *Cystopteris fragilis* Bernhardi forma *polyapogama* m. angestellten Beobachtungen sind von besonderem Interesse; denn bei dieser Varietät entwickeln sich apogame Auswüchse auf gewissen Prothallien im Laufe des Frühlings und des Sommers, während normale Embryonen auf anderen im Laufe des Winters erzeugt werden. Heilbronn schreibt die Ent-

wicklung der apogamen Sporophyten der intensiveren Sommerbeleuchtung zu. Die in Frage stehenden Prothallien wurden scheinbar aus Sporen gezogen, da man sie in einer Kultur fand, die von einer in Südtirol (im Schlerngebiet) gesammelten Sporenaussaat von *Asplenium Ruta Muraria* erlangt wurden. Die Prothallien von *Cystopteris* waren von denen von *A. Ruta Muraria* leicht zu unterscheiden durch ihren größeren Umfang sowie durch größere Zellen und Kerne (mitotische Figuren von diesen waren in den lebenden Zellen leicht zu sehen) und auch durch die zahlreichen Drüsenhaare, die teilweise auf lappigen Vorsprüngen getragen wurden. Nach Schnitten von jüngeren Exemplaren zu schließen, schien es drei Möglichkeiten des Ursprungs der apogamen Auswüchse zu geben: 1. „Unregelmäßige Zellwucherungen treten an beliebigen Stellen des Prothalliums, meist an dem oft verbreiteten Mittelpolster auf und führen zur Höckerbildung; 2. umgebildete Antheridien und 3. umgebildete Archegonien werden zu apogamen Höckern.“ Irgend einer von diesen Höckern kann den Ansatz zu einem apogamen Sproß bilden. Wenn sich ein archegonialer Höcker damit verbindet, so löst sich die das Ei darstellende Zelle gewöhnlich auf. Eine auffallende Eigentümlichkeit dieser Prothallien ist es, daß mehrere apogame Höcker sich zuweilen auf demselben Individuum entwickeln. Eine kurze Darstellung der Art und Weise, wie Heilbronn seine Pflanzen behandelte, dürfte das Verständnis seiner Resultate erleichtern. Die Sporen keimten im Januar und die Prothallien von *Cystopteris* wurden im März isoliert. Nach etwa einem Monat erschienen die ersten Farnblätter, aus dem Höcker hervorwachsend. Dies geschah bei 70 % der Prothallien. Im Mai waren die noch übrig bleibenden 30 % im Besitz von Höckern, aber von diesem Monat an bis Oktober nahmen die Höcker an Größe zu, und sie entwickelten sich zu zylindrischen Höckern mit normalen Antheridien und Archegonien. In einer großen Anzahl von Fällen entstanden normale Embryonen aus befruchteten Eiern. „Daraus entwickelten sich ganz normale Pflänzchen, deren Primärblätter genau die gewöhnliche, niedrig entwickelte Hemmungsform darstellen und denen einer normalen *Cystopteris fragilis* vollständig gleichen.“

Aus diesen Beobachtungen schließt Heilbronn, daß *Cystopteris fragilis* forma *polyapogama* die Fähigkeit besitzt, sowohl normale als auch apogame Embryonen zu entwickeln, daß diese beiden Fortpflanzungsweisen im innigsten Verhältnis zu den Jahres-

zeiten stehen, und daß der Unterschied zwischen der Lichtintensität des Winters und des Sommers das vorwiegend bestimmende Element bei dieser Fortpflanzung ausmache.

Bei „*Nephrodium molle*“ hat Yamanouchi apogame Embryonen beschrieben auf Prothallien, die aus Sporen entstanden waren. Die Prothallien wurden in Töpfen gezogen, die in Wasser enthaltende Untersätze gestellt waren. Auf diese Weise hat man das Bewässern von oben vermieden. Die Kulturen wurden dem direkten Sonnenlicht bei einer Zimmertemperatur, die zwischen 28° und 32° C schwankte, ausgesetzt. Diese Prothallien wuchsen langsam, verglichen mit solchen, die unter normalen Bedingungen gezogen wurden. In etwa 5 oder 6 Wochen nach dem Aussäen konnte man schon apogame Auswüchse erkennen und nach Verlauf von weiteren 3 oder 4 Wochen hatten diese schon Blätter gebildet. Die apogame Sporophyten entwickelnden Prothallien brachten nach Yamanouchi nur selten Archegonien hervor, die Polstergegend aber war häufig mit Antheridien bedeckt. Die Prothallien waren von den normalen nicht zu unterscheiden. Yamanouchi schildert die Entwicklung des apogamen Sporophyts wie folgt (l. c., S. 300): „Sporophytic outgrowths begin very early from cells in the region where later the cushion arises, so that the development of the sporophytic outgrowth and the gradual completion of the cushion proceed side by side for a while. When the prothallium has assumed the characteristic heart shape, with a cushion near the sinus and an extensive lateral growth on either side, the sporophytic outgrowth is usually in a well advanced stage.“ Yamanouchi führt den sporophytischen Auswuchs auf eine einzige auf der Oberfläche befindliche Zelle oder auf mehrere Zellen zurück, die sich durch Größe und übermäßigen Wuchs der Kerne auszeichnen. Irgend eine von diesen großen auf der Oberfläche liegenden Zellen bringt die Blattscheitelzelle des Blattes hervor.

Das von Yamanouchi zur Erklärung des Ursprungs eines apogamen Auswuchses beigebrachte Beweismaterial kann den Verfasser nicht davon überzeugen, daß ersterer seine Sache bewiesen hat, denn die ganze Reihe von morphologischen Abstufungen kann nicht als genügender Beweis dafür betrachtet werden, daß er es mit einem apogamen Sporophyt zu tun hatte. Was seine Textfig. 3 (l. c., S. 301) betrifft, so ist gar kein Beleg dafür vorhanden, daß die schattierte Zelle sich zu einem apogamen Auswuchse ent-

wickeln werde. Ebensowenig dürfte man behaupten, daß der schattierte Teil der Textfig. 1a und 1b (l. c.) sich zu apogamen Sporophyten entwickelt haben würde. Solche Erscheinungen sind in den Prothallien von nicht-apogamen Farnen zu sehen. Man könnte mit Recht die Frage aufwerfen, welche Berechtigung haben wir für den Schluß, daß (l. c.) Fig. 28, Taf. X eine Stufe in der Entwicklung eines apogamen Auswuchses sei, da es an den für den Beweis nötigen Stufenfolgen fehlt? In der Gesamtliteratur über Apogamie, die ich durchgelesen habe, hat sich in den Figuren, die dasselbe Entwicklungsstadium von jungen apogamen Auswüchsen erläutern, nichts gefunden, was Yamanouchis Fig. 29 entspräche. Diese Figur liefert in der Tat weder einzeln genommen noch im Zusammenhang mit all den anderen den Beweis der Apogamie. Sie unterscheidet sich keineswegs von ähnlichen Stufen normaler Embryonen, außer daß vielleicht eine scharf bezeichnete Scheidungslinie zwischen Fuß- und Prothalliumgewebe besteht. Ich habe vor mir normale Embryonen von *Dryopteris mollis*, viel jüngere als der von Fig. 29 Yamanouchis, bei denen kein Unterschied zwischen Fuß- und Prothalliumzellen zu erkennen ist, so fein abgestuft ist ihr gegenseitiger Übergang. Bei einigen normalen, immer noch etwas kugelförmigen Embryonen besteht der einzige erkennbare Unterschied zwischen Prothallien- und Fußzellen in den größeren Zellkernen bei den letzteren. Nach einiger Zeit verschwinden diese Unterschiede. In den zugänglichen Abhandlungen über apogamische Auswüchse wird ferner beschrieben und abgebildet, wie diese 1—3 sichtbare Blätter und in einigen Fällen einen ausgeprägten Stammscheitel treiben, bevor die Rudimentärwurzel sich zeigt. Der Verfasser ist gar nicht überzeugt, daß die von Yamanouchi dargestellten Gebilde, welche Anlagen zu apogamen Auswüchsen sein sollen, es wirklich sind.

R. F. Allen (1911) beschreibt bei *Aspidium falcatum* die Bildung von apogamen Sporophyten auf vermutlich unter normalen Bedingungen gezogenen Prothallien. Die apogamen Auswüchse erschienen gewöhnlich, als die Prothallien 5 oder 6 Monate alt waren. Das Prothallium wie auch der Sporophyt enthalten dieselbe Chromosomenzahl, nämlich 60—65. Im sich entwickelnden Sporangium unterscheidet man gewöhnlich 16 Sporenmutterzellen, die paarweise verschmelzen. Die acht auf diese Weise gebildeten Zellen erfahren dann die gewöhnlichen Tetradenteilungen, wodurch endlich 32 Sporen entstehen.

Eine Zusammenfassung der oben erwähnten Arbeiten zeigt das Vorhandensein der Apogamie bei unmittelbar aus Sporen entwickelten Farnprothallien in einer ziemlich langen Reihe von Arten der Polypodiaceen, aber nur in verhältnismäßig wenigen Fällen wurde dieser Ursprung als Resultat besonderer Kulturbedingungen nachgewiesen. Um klar zu machen, daß eine länger ausgedehnte Kultur (d. h., viel länger als zu der Entwicklung normaler Embryonen erforderlich wäre) in direktem Sonnenlicht nebst Befruchtungsverhinderung keine Apogamie bei solchen Arten herbeiführt, die denen, die diese Fähigkeit besitzen, ziemlich nahe verwandt sind, und um die Wirkung unmittelbarer Beleuchtung auf gewisse Farnprothallien näher zu erläutern, dürften die Ergebnisse der Beobachtungen des Verfassers nicht ohne Interesse sein.

Wie schon oben erwähnt, wurden die Prothallien mehrerer Arten unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen und auch während der verschiedenen Jahreszeiten kultiviert. Die Kulturen wurden in einem Gewächshause gezogen, das sich von Norden nach Süden hin streckt, und das fast den ganzen Tag dem direkten Sonnenschein ausgesetzt ist. Die Lage des Gewächshauses ist der Erhaltung einer diffusen Beleuchtung sehr günstig, da es von der südlichen Seite eines weißen Kalksteingebäudes nicht weit entfernt ist. Dieses Gebäude fungiert gewissermaßen als Zurückstrahler und vermehrt dadurch das diffuse Licht im Gewächshaus. Während der Zeit, wo man künstliche Heizung nötig hatte, schwankte die Temperatur, sonnige Tage ausgenommen, von 18° bis 22° C. In der Sonne pflegte die Temperatur auf 24° oder 25° C zu steigen. Im Spätfrühling und Frühsommer stieg manchmal die Temperatur bei klarem Wetter bis auf 35° C. Vom Mai bis zum Oktober mußte man das Dach weiß anstreichen, um Pflanzen im Gewächshaus ziehen zu können.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß es in Indiana unmöglich ist, während der warmen Sommermonate Prothallien von vielen Farnen im direkten Sonnenlicht zu ziehen. Um die Wirkung von direktem Sonnenlicht nebst der damit verbundenen Temperaturerhöhung auf Kulturen im Frühling und Frühsommer zu bestimmen, wurde die folgende Reihe von Experimenten angestellt. Man überließ Aussaaten von *Dryopteris mollis, D. stipularis* und *Matteuccia Struthiopteris* ihrer freien Entwicklung im direkten Sonnenlicht bis zum Erscheinen der ersten grünen Triebe. Darauf wurde die Hälfte der Töpfe in normale Verhältnisse versetzt. Unter normalen

Verhältnissen ließ die Entwicklung der Prothallien wenig zu wünschen übrig. Die Pflanzen aber, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden waren, sahen verkümmert aus, blieben klein und trugen, was die große Mehrheit anbetrifft, nichts als Antheridien. Eine verhältnismäßig kleine Anzahl entwickelte Archegonien. Der Zeitraum der Kultur erstreckte sich vom frühen März bis Mitte Mai. Mit der vorrückenden Jahreszeit starben die im direkten Sonnenlicht gezogenen Kulturen bis zum Boden ab. Es ist unmöglich zu bestimmen, ob diese Beschädigung von heller Beleuchtung oder hoher Temperatur herrührt. Der Verfasser war außerstande, Prothallien im direkten Sonnenlicht zu ziehen und zugleich die höheren Temperaturen zu vermeiden. Heilbronn berichtet, daß Kulturen bei einer zwischen 27° und 29° C schwankenden Temperatur Schaden litten und nach anderthalb Monaten eingegangen seien, teilweise durch die Verwüstungen von Cyanophyceen; bei einer Temperatur von 34° bis 36° C starben sie nach kurzer Zeit ab. Heilbronn spricht auch davon (l. c., S. 29), daß die Prothallien von *Aspidium filix mas* var. *grandiceps* unter der Wirkung des direkten Sonnenlichts leiden. Man erinnere sich auch daran, daß Yamanouchi (a. a. O., S. 296) seine Kulturen bei einer Temperatur von 28° bis 29° C züchtete. Er erwähnt weder die Jahreszeit noch wie lange die Kulturen täglich dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wurden. Lang sagt (l. c., S. 189), daß seine Kulturen während des Jahres 1896 im hellen Sonnenlicht des Gewächshauses zu Kew gezogen, aber Anfang 1897 nach Glasgow gebracht und von nun an in einer Wohnstube in Farnkästen (fern cases) aufbewahrt worden seien.

Prothallien, die unter normalen und zugleich optimalen Verhältnissen gezogen sind, zeigen in der früheren Zeit ihres Wachstums gewisse Abweichungen von denen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden sind; aber wenn diese Pflanzen älter werden, pflegen diese Unterschiede weniger stark ausgeprägt zu sein, wenn sie nicht völlig verschwinden. Die Abweichungen sind verschiedener Art bei verschiedenen Individuen. Unter einer Glasglocke bei normalen Verhältnissen gezogen, pflegen die Prothallien, sobald sie regelmäßig herzförmig geworden sind, so zu stehen, daß die Herzbucht senkrecht nach oben gerichtet ist. Dies ist der Fall, besonders auf der flachen Oberfläche des Bodens, es bleibt sich gleich, ob sie dicht zusammen wachsen oder nicht. Auf den schrägen Seiten des Grabens zeigten die Pflänzchen eine bestimmte

Neigung dazu, wagerecht zu stehen, d. h. rechtwinklig zu dem Substrat. Von den dem direkten Sonnenlicht ausgesetzten Kulturen gilt dasselbe, aber in geringerem Grade. Wie Fig. 2 u. 3 zeigen, haben die im Schatten gezogenen Pflanzen zuerst die regelmäßige Herzform, während die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzten dazu neigen, breiter in transversaler Richtung und mehr abgerundet in den äußeren Umrissen zu werden.

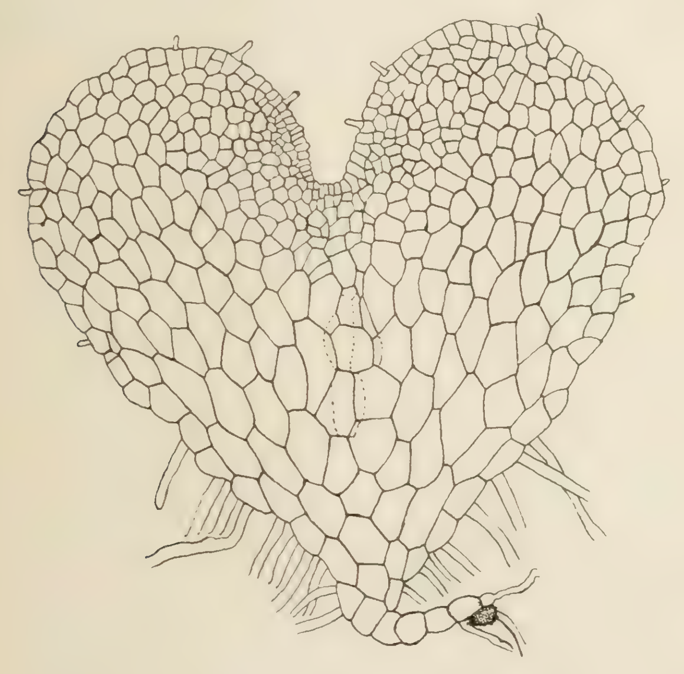


Fig. 2.
Prothallium *(Dryopteris mollis)* bei normalen Bedingungen gezüchtet.

Sobald das Archegonialpolster einigermaßen entwickelt ist und Archegonien zu erscheinen beginnen, nimmt das Mittelpolster eine mehr horizontale Lage an, und wenn die Pflanzen an Größe zunehmen, schmiegen sie sich fest an den Boden, vorausgesetzt daß sie nicht zu dicht zusammengedrängt sind. Wenn sie dicht zusammengedrängt stehen, so wachsen fast alle Pflanzen schief aufwärts, dagegen wenn sie viel Platz haben, wachsen sie so, daß das Polster sich eng an die Erde schmiegt, ja so eng, daß sie von den Rhizoiden heruntergezogen zu sein scheinen. Die Flügel

andererseits stehen schief nach oben gerichtet, indem sie einen spitzen Winkel mit dem Erdboden bilden und sich in außerordentlichen Fällen dermaßen biegen, daß ihre Ränder senkrecht nach oben gerichtet sind. Je älter die Prothallien, desto ausgeprägter ist die Neigung des Polsters, sich fest an die Erde zu schmiegen, obgleich in dieser Hinsicht die Schwankungen in derselben Kultur ziemlich stark sind.

Bei *Dryopteris mollis* tragen alle Prothallien Archegonien auf dem Polster, während Antheridien sich sowohl auf dem Polster als auf den Flügeln entwickeln, auf letzteren in größerer Anzahl.

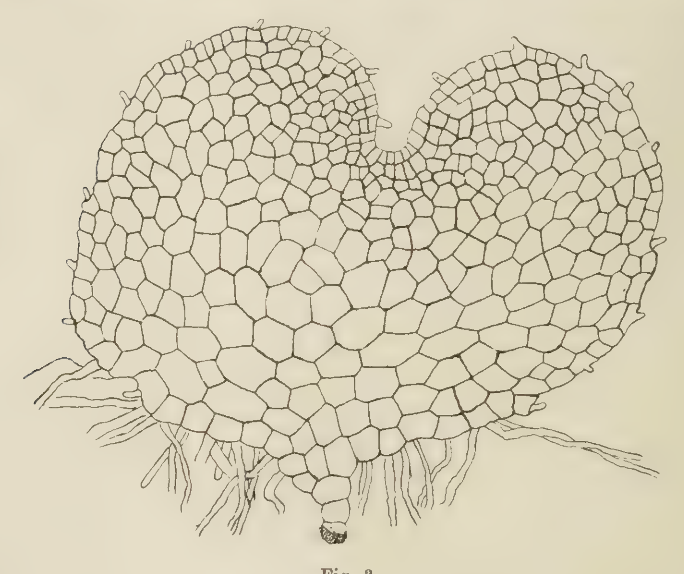


Fig. 3.
Prothallium *(Dryopteris mollis)* in direktem Sonnenlicht gezüchtet.

Wenn man die obenerwähnte Stellung der Pflanzen auf der Erde und auch die Lage der Antheridien berücksichtigt, die auf einem höheren Niveau stehen als die Archegonien, und noch dazu auf einer Fläche, die gegen diese abfällt, so ist die Schwierigkeit einer länger fortgesetzten Kultur, falls die Befruchtung verhindert werden soll, sehr leicht zu verstehen. Auf diesen Prothallien entwickeln sich, wie langsam sie auch wachsen mögen, beständig neue Archegonien und Antheridien, und das bloße Bewässern von unten bildet keinen genügenden Schutz gegen die Befruchtung. Es stellte sich heraus, daß man sehr vorsichtig verfahren mußte, wollte man es

verhindern, daß die Unterseite der Prothallien mit einer gerade genügenden Menge flüssigen Wassers in Berührung kam, das das Öffnen der Geschlechtsorgane und den Eintritt der Spermatozoiden bewirken könnte. Während einer 20jährigen Erfahrung im Züchten von Farnprothallien hat der Verfasser das Bewässern von oben, um die Befruchtung zu sichern, nur selten nötig gefunden. Nur bei solchen Arten wie *Matteuccia Struthiopteris*, bei der eine starke Neigung zur Dioecie in den Prothallien sich zeigt, ist das Bewässern von oben nötig geworden. Wenn die Erde eine genügende Feuchtigkeit besitzt, so daß Wasserhäutchen um die Erdpartikelchen herum mit Hilfe der Lupe sichtbar werden, dann wird eine genügende Menge flüssigen Wassers durch Kapillarität und durch Taubildung, besonders nachts, an der Oberfläche vorhanden sein, um die Befruchtung früher oder später zu sichern. Um die Befruchtung auszuschließen, müßte die Erde so trocken gehalten werden, daß man keine glitzernden Wasserhäutchen auf den Erdpartikelchen mit Hilfe der Lupe bemerken könnte. Es ist auch ratsam, die verdichtete Feuchtigkeit der inneren Fläche der Glasglocke abzutrocknen, besonders abends, falls man die Erde während des Tages etwas zu stark angefeuchtet hatte. Die Verhinderung der Befruchtung durch das Regulieren der Wassermenge läßt sich leichter an Kulturen bewerkstelligen, die unter normalen Verhältnissen gezogen sind, oder bei solchen, die gegen die direkten Sonnenstrahlen durch dünnes weißes Papier, welches an der Glasglocke befestigt ist, geschützt werden. Bei denen, die dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt sind, ist das Problem schwieriger infolge des schnellen Austrocknens der Oberfläche der Erde. Wenn die Erde im direkten Lichte ein wenig zu trocken wird, so muß man achtgeben, daß man einerseits nicht zu viel Wasser hinzufüge, wodurch die Befruchtung leicht herbeigeführt werden könnte, und andererseits, daß man die Pflanze nicht beschädigen oder absterben lasse; denn diese Prothallien können andauerndes Austrocknen nicht vertragen.

Indessen ist es doch gelungen, Prothallien Monate hindurch in einem gesunden Zustande zu erhalten, ohne die Befruchtung herbeizuführen, sowohl unter normalen Verhältnissen, als auch im direkten Sonnenlicht. Bei einigen Kulturen wurde eine solche Wassermenge hinzugetan, die gerade dazu ausreichte, ein gleichmäßiges, jedoch sehr langsames Wachstum zu sichern. Die Pflänzchen erlangen in manchen Fällen eine verhältnismäßig ansehnliche Größe, indem sie einen Durchmesser von 8—9 mm haben; zuweilen findet man noch

größere Exemplare. Bei gewissen anderen Kulturen wurde eine Wassermenge hinzugefügt, welche knapp dazu ausreichte, um ein sehr langsames Wachstum oder gar keines zu ermöglichen. Bei diesen starben manche Prothallien ab, während andere am Leben blieben, aber sich Wochen hindurch im Stillstand befanden. Bei Kulturen, die Hunderte von Prothallien enthielten und jede Stunde dem direkten Sonnenlicht vom 10. Oktober bis zum 20. März ausgesetzt wurden, wurde kein einziger apogamer Embryo und nur ganz wenige normale gefunden. Bei gewissen Kulturen, in welchen Embryonen erschienen, wurde jedes Prothallium entfernt, sobald der Embryo mit Hilfe der Lupe zu erkennen war, und darauf hin zum Untersuchen fixiert, geschnitten und gefärbt. Unter der großen Anzahl der beobachteten Embryonen hat man keinen einzigen gefunden, der aus einem unbefruchteten Ei entstanden wäre. Selbst in den wenigen Fällen, die Eigentümlichkeiten aufweisen, war nichts vorhanden, welches andeuten konnte, daß sie auf apogame Weise entstanden wären.

Durch die Ergebnisse sämtlicher Kulturen bin ich davon überzeugt, daß die Apogamie bei *Dryopteris mollis* (Jacq.) Hieron. durch Züchten der Prothallien im direkten Sonnenlicht nicht zustande gebracht werden kann, auch wenn die Befruchtung stets ausgeschlossen wird. Bis zu dem gegenwärtigen Zeitpunkt hat eine verlängerte Kultur weder bei *Dryopteris mollis*, *Dryopteris stipularis*, noch bei *Matteuccia Struthiopteris* die Entwicklung von apogamen Auswüchsen ermöglicht. Es wurden viele teratologische Erscheinungen bei älteren Prothallien in einigen von den Kulturen beobachtet, aber ihre ausführliche Beschreibung würde bei weitem die Grenzen dieser Abhandlung überschreiten. Häufig wiederkehrende Phänomene waren die Adventivsprosse herzförmiger Lappen, die aus den Flügelrändern hervortraten, und die Entwicklung von Geschlechtsorganen auf der oberen sowohl als auf der unteren Seite des Polsters.

Literatur.

Allen, R. F.: Studies in spermatogenesis and apogamy in Ferns. Trans. Wis. Acad. Sci. etc., 17, 1—44, 1911.

Black, Caroline A.: The development of the imbedded antheridium in *Dryopteris stipularis* (Willd.) Maxon and „*Nephrodium molle*". Bull. Torr. Bot. Club, 36, 557—571, 1909.

De Bary, A.: Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Ztg., 36, 449, 1878.

Farlow, W. G.: An asexual growth from the prothallus of *Pteris cretica*. Quart. Journ. Mic. Sci., 14, 266—272, 1874.

Farmer, J. B. and Digby, L.: Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. Bot., 21, 161—199, 1907.

Heilbronn, A.: Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora, 101, 1—42, 1910 (Neue Folge, Bd. 1).

Lang, W. H.: On apogamy and the development of sporangia upon fern prothallia. Phil. Trans. Roy. Soc. Bot. 190, 187—238, 1898.

Woronin, Helene Wesselowska: Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora, 98, 101—162, 1908.

Yamanouchi, S.: Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gaz., 45, 289—318, 1908.

Ausblicke auf biologische Adsorptionserscheinungen.

Von

Friedrich Czapek.

Bis zur neuesten Zeit wurde das Feld der physikalisch-chemischen Biologie ausschließlich von der Lehre vom osmotischen Drucke, auf den Grundlagen der experimentellen Arbeiten W. Pfeffers und der Deduktionen von Van 't Hoff beherrscht. In dem Ausbau, welchen ihr die Arbeiten eines Arrhenius, Wilhelm Ostwald und Nernst gegeben haben, dient sie uns noch heute trotz mancher Einwände als feste Basis für die weitere Forschung auf dem Gebiete der Molekel und Ionen im Zustande der Lösung. Die Kolloidchemie hat uns aber ein neues Gebiet erschlossen, in welchem besonders die Eigenschaften jener Teilchen zu erforschen sind, deren Größenordnung zwischen den größten bekannten Molekeln und den bereits mikroskopisch sichtbaren Körperpartikeln (den Mikronen) liegt. Innerhalb des Reiches der Kolloide enden die Anwendungen der Lehre vom osmotischen Druck, und wir treten hinüber zur Vorherrschaft der Grenzflächen- und Kapillarphänomene, unter deren wichtigste Tatsachen diejenigen gehören, welche wir als „Adsorptionserscheinungen“ zusammenfassen.

Es ist angesichts der überragenden Bedeutung, welche die Kolloide für den Aufbau und die Funktionen der lebenden Zelle besitzen, unmittelbar klar, welche Wichtigkeit den biologischen Adsorptionserscheinungen zukommt. Die folgenden Ausführungen sollen den Umfang dieser Phänomene schärfer feststellen und das Interesse auf einige allgemein beachtenswerte Gesichtspunkte in der Adsorptionsbiologie hinlenken.

I.

Der Begriff „Adsorption“ hat manche Wandlung im Laufe der Zeit erfahren. Er ist eigentlich von der „Absorption“ der Gase durch Flüssigkeiten ausgegangen, welche Henry in seiner grund-

legenden Untersuchung 1803 klargestellt hat: Erscheinungen, die wir heute einfach als Lösung der Gase in Flüssigkeiten beschreiben, und die voll in das Reich des osmotischen Druckes fallen. Wie bekannt, fand Henry, daß bei konstanter Temperatur die Konzentration des in der Flüssigkeit gelösten Gases im Lösungsgleichgewichte direkt proportional ist dem Drucke im Gasraum. Es ist also für jede Temperatur der Quotient aus der in der Flüssigkeitsvolumeinheit gelösten Gasmenge und dem Drucke im Gasraum eine konstante Größe. Da wir mit Van 't Hoff für gelöste Stoffe die strenge Geltung des Boyle-Mariotteschen Gesetzes annehmen, so läßt sich der Henrysche Satz unmittelbar auf die Lösungsverteilung eines in zwei aneinandergrenzenden, nicht mischbaren Flüssigkeiten löslichen Stoffes übertragen. Dieses Gesetz begründeten Berthelot und Jungfleisch 1872 allgemein für Lösungen, und Nernst stellte 1891 in seinen Untersuchungen über den „Verteilungssatz" die exakte Beziehung dieser Erscheinungen zu der Lehre vom osmotischen Drucke her.

Die Frage, ob das Gesetz von Henry auch für jene Fälle gilt, wo Gase von porösen festen Körpern aufgenommen werden, legte sich bereits 1814 Th. de Saussure zur Beantwortung vor. Seine Untersuchung ergab mit Sicherheit, daß hier jener Satz nicht gilt. Infolgedessen hat man in der Folge das Verschlucken von Gasen durch poröse und feingepulverte feste Körper als „Adsorption" von der Gasaufnahme in Flüssigkeiten unterschieden. Obwohl im Laufe der Zeit quantitative Versuche über derartige Vorgänge mehrfach angestellt wurden, ließ eine allgemeine theoretische Behandlung derselben bis zur neuesten Zeit auf sich warten, da Wilhelm Ostwald und besonders H. Freundlich einfache Wege zur Vergleichung solcher Erscheinungen auffanden. An Stelle der linearen Abhängigkeitsbeziehung zwischen Gasdruck und Lösungskonzentration im Henry-Satze sehen wir bei der Gasaufnahme durch feste Körper allgemein auffallend starke Wirkungen bei Anwendung geringer Konzentrationen des „Adsorbendums" und kleiner Mengen des „Adsorbens", und relativ schwache Effekte bei Verwendung sehr großer Quantitäten.

Dies läßt sich leicht an der Adsorption von Jod durch feste Stärke nachweisen. Bringt man in einer Serie von Röhrchen verschieden große Stärkemengen, von $^1/_2$ Messerspitze bis zur 6fachen Menge, mit 5 ccm Wasser und 5 ccm gesättigtem Jodwasser zusammen und schichtet das gleiche Volum Toluol darüber, so erkennt

man an der Färbung des Toluols, daß die kleinsten Stärkemengen nicht viel weniger Jod fixiert haben wie die mittleren Mengen; erst sehr große Stärkemengen nehmen wieder merklich mehr Jod auf, wie das Blässerwerden der gefärbten Toluolschicht anzeigt.

In diesen starken Wirkungen kleiner Adsorbensmengen haben wir die erste bedeutsame Erscheinung vor uns, welche an biologische Adsorptionen geknüpft ist. So wird es möglich, daß die Pflanzenwurzeln aus äußerst verdünnten Nährlösungen sich hinreichend mit den nötigen Stoffen versorgen können, was nach einem proportionalen Verhältnis in der Stoffaufnahme in viel ungünstigerem Maße der Fall sein würde. Mit dieser Eigenart der Adsorptionsvorgänge hängen andererseits die bedeutenden Wirkungen kleinster Giftmengen, wie Kupfersalzen, Anilinfarben, zusammen, welche so überraschend stark sind, daß einst C. Nägeli dieselben als „oligodynamische Erscheinungen“ und Phänomene ganz besonderer Art kennzeichnen wollte. Die Adsorption der Gase durch feinverteilte feste Körper zeigt uns aber auch noch eine zweite wichtige Eigenschaft von Adsorptionsvorgängen durch ihre Abhängigkeit vom Feinheitsgrade des Adsorbens, d. h. von der Größe der Berührungsfläche des Adsorbens mit dem Adsorbendum.

Für die Systeme „Gas-Flüssigkeit“ und „Gas-Porösfester Körper“ ist die Unterscheidung zwischen Lösungsgesetz und Adsorptionsgesetz ohne weiteres leicht möglich. Hingegen bestehen häufig Zweifel, namentlich bei den Biologen, wie jene Fälle zu deuten seien, in welchen kolloide Lösungen als Lösungsmittel oder Adsorbentien auftreten. Bis in die letzten Jahre wurden die Lösungsverteilungen auf eine echte Lösung und ein flüssiges Kolloid allgemein als Spezialfälle des Henry-Berthelotschen Prinzipes aufgefaßt, und H. H. Meyer und Baum z. B. waren bei ihren so wichtigen Untersuchungen über die Aufnahme der Narkotika in die Zelle dieser Anschauungsweise derart sicher, daß sie es in manchen Fällen für unnötig hielten, sich durch die Bestimmung des Löslichkeitsquotienten für Fett und Wasser in stark verschiedenen Konzentrationsbereichen genau zu vergewissern, ob der Verteilungssatz tatsächlich gilt. Nicht anders wurde die Jodstärke durch Küster nach dem Verteilungsprinzipe als „feste Lösung“ gedeutet. Da es immerhin vorkommt, daß die Abhängigkeit zwischen Lösungsquotient und Konzentration bei konstanter Temperatur innerhalb kleinerer Konzentrationsintervalle nur geringe Abweichungen von einem Mittelwerte zeigt, so versteht man, wie

solche Versuchsergebnisse als mit dem Henry-Satze übereinstimmende Tatsachen betrachtet werden konnten. In allen diesen Fällen lehrt jedoch die umfassende Verfolgung der Löslichkeitsbeziehungen, daß die Isothermen keine linearen, sondern angenähert parabolische Abhängigkeitsfunktionen darstellen. Sie folgen derselben Beziehung, welche H. Freundlich aus den Chappuisschen Beobachtungen über Gasadsorption durch Kohle abgeleitet hat. Die pro Volumeinheit aufgenommene Substanzmenge ist hier überall nicht der ersten Potenz, sondern einer echten Bruchpotenz der zurückbleibenden Substanzkonzentration proportional, wobei der Potenzexponent oft um 0,5 liegt. Daher findet man häufig angenähert die Relation $c = k \cdot \sqrt{c_1}$. Allgemein wird diese Beziehung in der Form $c = k \cdot c_1^{\frac{1}{n}}$ wiederzugeben sein, wobei n meist Werte zwischen 1 und 5 annimmt. Diese empirische Feststellung wäre ein Behelf zur Unterscheidung von echter Lösungsverteilung und Adsorption. Ein zweites Mittel zur Charakterisierung der Adsorptionsvorgänge in Flüssigkeiten wäre die experimentelle Größenänderung der Grenzfläche zwischen Dispersionsmittel und dispersem Stoff. Bei Kolloidlösungen läßt sich der Dispersitätsgrad häufig durch Zusätze oder andere Beeinflussungen ändern und so die Grenzfläche verringern oder vergrößern. Doch fehlen diesbezügliche Experimentaluntersuchungen noch ganz, und es liegen die Verhältnisse hierbei so wenig übersichtlich, daß wir diese Methode der Adsorptionsuntersuchung noch nicht weiter berücksichtigen können.

Aber auch die graphische Kennzeichnung der Reaktions-Isotherme ist für Adsorptionen nicht immer eindeutig zu geben. Wenn wir nach dem Vorgange von Nernst, auf den weiter unten entwickelten Prinzipien fußend, den Verteilungssatz für die Löslichkeit eines Stoffes in zwei aneinandergrenzenden sich nicht mischenden Lösungsmitteln allgemein in seiner Gültigkeit prüfen, so dürfen wir das Gesetz in seiner einfachen Form nur dann als zutreffend ansehen, wenn in beiden Lösungsmitteln eine bestimmte Menge der löslichen Substanz gleich viele gelöste Teilchen bildet. Bilden sich jedoch in dem einen Lösungsmittel einfache Molekel, in dem anderen Doppelmoleküle, so wird das Lösungsgleichgewicht nicht durch die Beziehung $c_1 : c_2 = k$ wiedergegeben werden. Man wird vielmehr statt c_2, da in dem betreffenden Lösungsmittel die Zahl der normalen Molekel nach dem Dissoziationsgesetz der

Quadratwurzel aus der Konzentration proportional ist, $\sqrt{c_2}$ einzuführen haben, und die konstante Beziehung muß lauten: $c_1 / \sqrt{c_2} = k_1$. Formal ist dies aber dieselbe Relation, wie sie annähernd für viele Adsorptionsvorgänge gefunden wird. Da überdies bei der experimentellen Feststellung von Verteilungsgleichgewichten infolge der niemals vollständig auszuschließenden partiellen Mischung beider Lösungsmittel Ungenauigkeiten nicht zu vermeiden sind, so ist es begreiflich, daß die Abgrenzung von Lösungs- und Adsorptionsvorgängen in flüssigen Medien große praktische Schwierigkeiten darbieten kann. Die Erkenntnis dieses Sachverhaltes hat v. Georgievics in jüngster Zeit veranlaßt, auch die erwähnten Effekte von Molekularaggregierung in Lösungen aus dem Gebiete der echten Lösungserscheinungen auszuschließen und dem Reiche der Adsorptionserscheinungen zuzuteilen. Wir werden uns jedoch diesem Vorgehen ebensowenig anschließen können, wie der in der Biologie sehr häufig unterlaufenden Vermengung typischer Adsorptionsvorgänge mit der Lösungsverteilung.

Es wäre daher nach einem anderen brauchbaren Mittel zur Scheidung der Bereiche von Löslichkeit und Adsorption Umschau zu halten. Wir verweisen auf die Anwendung des Nernstschen Prinzipes der relativen Löslichkeitserniedrigung. Der Henry-Satz läßt sich, wie Nernst zeigte, direkt auf die gegenseitige Löslichkeit zweier Flüssigkeiten, die sich nicht in jedem Verhältnis mischen, anwenden. Grenzt etwa eine Ätherschicht an Wasser, so gilt offenbar für die Löslichkeit des Äthers in Wasser dasselbe Verhältnis, als wenn sich Ätherdampf im Wasser verteilen würde, d. h. die im Wasser lösliche Äthermenge ist dem jeweiligen Dampfdrucke des Äthers proportional $L = k \cdot P$. Ist nun eine im Äther gelöste Substanz vorhanden, so ändert sie die Löslichkeit des Äthers in Wasser so, daß die nunmehrige Löslichkeit $L_1 < L$. Wir bezeichnen den Quotienten $\frac{L-L_1}{L_1}$ mit Nernst als relative Löslichkeitserniedrigung. Wenn, wie oben angenommen, der Henry-Satz gilt, so muß $\frac{L-L_1}{L_1} = k \cdot \frac{P-P_1}{P_1}$, wo $\frac{P-P_1}{P_1}$ die relative Dampfdruckerniedrigung der Lösung bedeutet. Nach dem Raoultschen Satz ist aber $\frac{P-P_1}{P_1} = \frac{n}{N}$, wobei n die Zahl der Moleküle des gelösten Stoffes und N die Molekelzahl des Lösungsmittels ist. Daher muß $\frac{L-L_1}{L_1}$ ebenfalls $= \frac{n}{N}$ (Nernst), oder

wenn wir die den Molekülzahlen bei gleicher osmotischer Leistung reziproken Molekulargewichte M und M_1 einführen, so wird die relative Löslichkeitserniedrigung $\frac{L-L_1}{L_1} = \frac{M \text{ (Lösungsmittel)}}{M_1 \text{ (gelöste Substanz)}}$. So gibt uns die relative Löslichkeitserniedrigung eine einfache Beziehung zum Molekulargewichte des Zusatzstoffes. Diese Ableitung gilt zunächst für Nonelektrolyte. Ist der Zusatzstoff in seinem Lösungsmittel dissoziiert, so hat man unter Benutzung der Umrechnungsformel $\alpha = \frac{P-P_0}{(n-1)\,P_0}$, wobei P der beobachtete, P_0 der theoretische osmotische Druck, n die Zahl der aus einem Molekel entstehenden Ionen und α der Dissoziationsgrad ist, die Ionisierung zu berücksichtigen.

Umgekehrt müssen Salzzusätze zu Wasser auch die Löslichkeit des Wassers im Äther mit derselben Abhängigkeit vom Molekulargewicht herabdrücken, was man schon durch die dilatometrische Vergleichung des Äthervolumens erkennen kann. Stoffe von hohem Molekulargewicht werden die geringste Löslichkeitserniedrigung erzeugen, und von Kolloiden wird man eine solche Wirkung praktisch nicht mehr erwarten dürfen.

Kommt es aber in einem bestimmten Fall doch vor, daß ein Kolloidzusatz die Löslichkeit der einen Flüssigkeit a in der angrenzenden Flüssigkeit b herabsetzt, so kann ein solches Verhalten nicht durch den Henry-Satz erklärt werden, und wir haben eine neue Erscheinung der Affinität zwischen Kolloid und Flüssigkeit a vor uns, die nicht zu den Löslichkeitserscheinungen gehört, sondern als Adsorption aufzufassen ist.

Bis zu einem gewissen Grade läßt sich ein solcher Effekt durch den folgenden Versuch veranschaulichen. Eine Serie Reagenzgläser enthält Wasser auf Chloroform geschichtet in gleichen Mengen, und in jeder Probe die gleiche Menge Jod auf beide Lösungsmittel verteilt. Fügt man nun zu diesen Proben die gleichen prozentischen Mengen von $NaCl$, $CaCl_2$, $AlCl_3$, Rohrzucker hinzu, wobei man eine Vergleichsprobe ohne Zusatz läßt, so ist zu beobachten, daß sich das Chloroform nach $NaCl$-Zusatz am dunkelsten durch Jod anfärbt, etwas weniger in der Probe mit $CaCl_2$, noch weniger in der $AlCl_3$-Probe: die Probe mit Zuckerzusatz unterscheidet sich hinsichtlich der Verteilung des Jod praktisch nicht mehr von der Probe ohne Zusatzkörper. Diese Erscheinung folgt also dem Molekulargewicht des Zusatzkörpers. Man

müßte demnach, wenn kein neuer Faktor hinzutritt, erwarten, daß alle Kolloide, welche wir unserem System Jodwasser-Jodchloroform hinzufügen, die Verteilung nicht beeinflussen. Dies ist aber nur insoweit richtig, als keine Adsorption von Jod durch den Zusatzkörper stattfindet. Fügen wir Dextrin zu, so erfolgt eine weitere Verarmung der Chloroformphase an Jod gegenüber der zusatzfreien Probe, und noch mehr äußert sich dieser Effekt beim Hinzufügen von Stärke- oder Eiweißlösung. Dieses Phänomen läßt sich vom Standpunkte des Henry-Nernstschen Prinzipes nicht mehr erklären. Wir brauchen eine neue Vorstellung, um die Affinität der kolloidhaltigen wässerigen Phase zum Jod zu beschreiben, nämlich den Begriff der Adsorption. Solche Versuche lassen sich unmittelbar dazu benutzen, um die Jodbindung durch ein gelöstes Adsorbens analytisch zu bestimmen. Eine lineare Abhängigkeit der Jodaufnahme vom Molekulargewicht der Zusatzsubstanz existiert in diesem Bereiche nicht mehr. Wohl aber hat die Kolloiddispersität einen großen Einfluß, und jeder Faktor, welcher die Grenzflächenausdehnung zwischen Jodlösung und Kolloid herabsetzt, drückt auch die Adsorption herab. Ebenso lassen sich die Adsorptionsvorgänge stören, wenn man einen Stoff hinzufügt, welcher vom Kolloid stärker adsorbiert wird als die erst vorhandene Substanz. Wir müssen diese Erscheinungen der Adsorptionsverdrängung noch später eingehend würdigen. Diese so gewonnene klare Abgrenzung von Lösungs- und Adsorptionserscheinungen hat auch den Vorteil, daß sie uns zeigt, wie wenig zum Adsorptionsbegriff der Charakter der Irreversibilität gehört. Da man häufig bei der Adsorption von Farbstoffen, Eiweißkörpern, Fermenten usw. durch feste Adsorbentien findet, daß der adsorbierte Stoff gar nicht mehr oder nur stark verändert vom Adsorbens getrennt werden kann, so ist der Adsorptionsbegriff in der Biologie nicht selten willkürlich auf solche nicht umkehrbare Prozesse eingeschränkt worden. Primär dürfte wohl jede Adsorption sowie jeder Lösungsvorgang reversibel sein. Da aber an den Grenzflächen eine bedeutende Konzentrations- resp. Druckerhöhung herrscht, so unterlaufen hier leicht Veränderungen des adsorbierten Stoffes, welche dazu führen, daß die Substanz nicht mehr intakt wiedergewonnen werden kann. Solche Folgeerscheinungen sind wohl von dem eigentlichen Adsorptionsprozeß physikalisch zu sondern.

Adsorptive Vorgänge werden nach dem Gesagten nur unter Beteiligung von solchen gelösten Teilchen als Adsorbens stattfinden,

welche oberhalb der Größenordnung von Molekülen liegen, also von Amikronen oder Submikronen. Das Adsorbendum können natürlich sowohl Ionen, als Molekel, als Molekularverbände darstellen. Es ist bisher noch nicht bestimmt worden, bei welcher Teilchengröße die Adsorptionswirkungen aufhören. Doch würde sich die Beobachtung der abnehmenden Jodbindung durch die aus Stärke hydrolytisch abgespaltenen Kohlenhydrate: lösliche Stärke-Amylodextrin - Erythrodextrin - Achroodextrin zur Verdeutlichung dieses Zusammenhanges eignen, insofern nicht die Abnahme der Jodbindung noch von anderen Umständen als von der Teilchengröße abhängt. Auch die von Zsigmondy eingeführte „Goldzahl" der Kolloidlösungen gewährt Anhaltspunkte dafür, welchen Grad die adsorptiven Wirkungen erreichen. Die Bestimmung der adsorbierten Jodmenge durch Stärkelösung verschiedener Konzentration würde sich ferner dazu eignen, um Adsorptionsintensität und Teilchengröße zu verfolgen, wenn nicht der Umstand hindernd in den Weg träte, daß sich die Teilchengröße von Kolloidlösungen mit steigender Verdünnung ändern kann.

So spielen die Adsorptionserscheinungen in kolloiden Lösungen dieselbe Rolle, welche den wahren Lösungserscheinungen in osmotischen Lösungen zukommt. Daraus erhellt die fundamentale Bedeutung der Adsorptionsphänomene für die sich in den kolloiden Medien der Zelle abspielenden Vorgänge.

II.

So wie das Reich der Adsorption in den osmotisch wirksamen echten Lösungen seine Grenze findet (bereits in semikolloiden Lösungen dürften wahre Lösungsphänomene die Hauptrolle spielen), so stößt es auf der anderen Seite an die Oberflächenerscheinungen an, welche sich als Kapillaritätsphänomene, Oberflächen-Verdichtungserscheinungen, Hautbildungen usw. ohne nennenswerte Grenzflächenentfaltung einstellen. Wir wollen diese Erscheinungen als „Porenadsorption" der „Kolloidadsorption" zur Seite stellen. An der Porenadsorption treten zwei Kardinalsymptome der Adsorptionsphänomene ohne weiteres klar hervor: 1. Die Steigerung der Geschwindigkeit des Vorganges und die Erhöhung der adsorbierbaren Quanten mit der Vergrößerung der wirksamen Oberfläche durch Zerkleinern des festen Adsorbens; 2. Die Konzentrationssteigerung oder Druckerhöhung der adsorbierten Substanz in der

Grenzschicht, welche zur Kondensation von Dämpfen oder rascher Verbrennung von Gasen Anlaß geben kann. Die Abhängigkeit der adsorbierten Substanzmenge von der Konzentration im umgebenden Medium bei konstanter Temperatur wird auch hier durch die Beziehung $c = k c_1^{\frac{1}{n}}$ angenähert wiedergegeben. Setzt man nach Freundlich statt c den Quotienten aus der adsorbierten Substanzmenge durch die Menge des Adsorbens $\left(\frac{x}{m}\right)$ und wendet die Adsorptionsgleichung in der logarithmierten Form: $\log\left(\frac{x}{m}\right) = \frac{1}{n} \log c_1 + \log k$ an, so lassen sich alle experimentell bestimmbaren Daten der Isotherme graphisch in einer geraden Linie wiedergeben.

Bayliss hat gezeigt, daß die Adsorption von Kongorot durch Filtrierpapier weitergeht, wenn man das Adsorbens allmählich zufügt, als wenn die ganze Menge auf einmal zugesetzt wird. Diese äußerlich an den aus der Serobiologie her bekannten Danysz-Effekt erinnernde Erscheinung ist insofern noch weiterer Untersuchung bedürftig, als man nicht weiß, ob es sich sicher um eine Verschiebung des Endzustandes handelt, oder ob nicht doch nur eine Geschwindigkeitsänderung der Reaktion vorliegt.

Da sich allgemein Stoffe, welche die Oberflächenspannung ihres Lösungsmittels gegen Luft herabsetzen, nach den thermodynamischen Untersuchungen von Willard Gibbs an der Oberfläche anreichern, so haben wir zu erwarten, daß besonders kapillaraktive Substanzen der Porenadsorption unterliegen. Dies läßt sich für Alkohole, Ester, Ketone, Fettsäuren usw. durch Kohlenpulver-Adsorption experimentell leicht bestätigen. Michaelis und Rona haben auch nachgewiesen, daß ein stärker kapillaraktiver Stoff dem Gibbsschen Theorem entsprechend alle schwächer aktiven Substanzen von der Grenzfläche des Adsorbens entfernt (Adsorptionsverdrängung). Diese Erfahrung läßt sich auch dazu benutzen, um adsorbierte kapillaraktive Stoffe unbekannter Natur hinsichtlich des Grades ihrer Oberflächenaktivität genauer zu bestimmen. Sie müssen nämlich von allen stärker kapillaraktiven Stoffen bei einer bestimmten Konzentration, welche eben der kritischen Grenzflächenspannung entspricht, verdrängt werden. Alles dies sind Fälle von positiver Adsorption.

Andererseits hat man bei Stoffen, welche die Oberflächenspannung ihres Solvens erhöhen, eine Verminderung der Konzentra-

tion an der Grenzfläche zu erwarten: eine negative Adsorption, wie sie voraussichtlich bei Salzlösungen und Kohle erfolgt.

Im Pflanzenorganismus hat die Porenadsorption vor allem eine Bedeutung bei der Aufnahme, Festhaltung und Speicherung von Wasser. Damit im Zusammenhange findet sich eine große Zahl von Strukturen ausgebildet, welche man als Porenadsorptions-Mechanismen, Poren-Mechanismen, zusammenfassen kann. Schon den biologischen Typus des Moospolsters kann man hierzu rechnen, wie sich derselbe auch bei Luftalgen, Flechten, manchen Pilzen, aber auch bei phanerogamen Hochgebirgspflanzen und einzelnen Xerophyten in bekannter Art ausgebildet findet. Dicht nach den Radien einer Halbkugel gelagerte Stämmchen mit zahlreichen kleinen Blättchen gewähren bei einer minimalen Außenfläche des Polsters innerhalb der Porenräume eine gewaltige Grenzfläche, welche zur kapillaren Speicherung periodisch reichlich zur Verfügung stehenden Wassers dient. Aber auch der Hyphenfilz von Pilzen und Fucaceen mag als Porenadsorptions-Mechanismus gedeutet werden, da der Aufbau dieses Gewebes mit seinen vielen Hohlräumen viel weniger für einen Austausch wässeriger Lösungen direkt von Zelle zu Zelle, als zwischen den Zellreihen im kapillaren Hohlraumsystem spricht. Als intracelluläre Porenadsorptions-Mechanismen sind die Spiralfaserzellen der Sphagnumarten, die Velamenzellen der Orchideenluftwurzeln, sowie die Wandverdickungen aller Gefäße und Tracheiden (deren unvollkommenste Erscheinung die Zäpfchenrhizoiden der Marchantiaceen darstellen) zusammenzufassen. Der Verholzungsprozeß, der so gewöhnlich die Wände derartiger Zellen betrifft, bedingt geringere Quellbarkeit der Membran, was für die Einengung des Wasserstromes auf die leitenden Kapillarröhrengebilde von ökologischer Bedeutung ist.

Besteht die Rolle der Porenmechanismen im Wasserhaushalte der Pflanze wesentlich in regulierenden, den periodischen Feuchtigkeitsüberschuß und Feuchtigkeitsmangel ausgleichenden Funktionen, so mag in anderen Fällen die erhöhte Konzentration des Adsorbendums an den Grenzflächen biologisch wichtig werden. So wäre zu erwägen, ob nicht der Bau des Schwammparenchyms der Laubblätter mit der Funktion der Kohlensäureaufnahme aus der Luft derart zusammenhängt, daß man die erhöhte Kohlensäurekonzentration an den Grenzflächen nicht außer acht lassen darf.

III.

Im Stoffwechsel der Pflanze spielt jedoch nur die Kolloidadsorption eine dominierende Rolle. Hier sind wieder zwei Erscheinungsgruppen zu würdigen: die Adsorptionserscheinungen an den Zellwänden und die Adsorptionserscheinungen im Zellplasma und dessen Kontenten. Sie entsprechen den physikalischen Typen der Geladsorption und der Adsorption in Solen. Pflanzliche Zellhäute sind allgemein dort am wasserreichsten und am stärksten quellungsfähig, wo es auf einen intensiven Stoffaustausch ankommt. Dies ist nicht nur für Löslichkeitsbeziehungen und Diffusionsgeschwindigkeiten, sondern auch für die Adsorption in Membrangelen von ausschlaggebender Bedeutung. Nicht immer sind hier Lösung und Adsorption scharf getrennt worden. Besonders für den Gasdurchtritt durch Zellhäute hat man noch gar nicht die Rolle von Adsorptionen in Erwägung gezogen, sondern hat solche Vorgänge wesentlich als Lösungsphänomene angesehen, welche dem Henryschen Satze unterworfen sind. Immerhin legt uns die Tatsache, daß gerade die am stärksten koerziblen Gase von der Zellmembran am leichtesten aufgenommen werden, den Gedanken nahe, daß möglicherweise der ganze Prozeß als Gasadsorption aufzufassen ist. Einschlägige Untersuchungen fehlen aber noch.

Flüssigkeitsaufnahme und Flüssigkeitsdurchtritt durch Zellmembranen stehen in so enger Beziehung zu den Quellungserscheinungen, daß man in denselben nur Modifikationen des Quellungszustandes sehen kann. Trotz der großen theoretischen Fortschritte, welche die Lehre von der Quellung seit den grundlegenden Versuchen von F. Hofmeister über die „mechanischen Affinitäten" von Salzlösungen zu quellenden Leimplatten und seit den gedankenreichen Ausführungen von K. Spiro über „physikalische Selektion" gemacht hat, ist es derzeit noch sehr schwierig, die Bereiche von Löslichkeits- und Adsorptionsbeeinflussungen in quellbaren Gelen auseinander zu halten. Dies liegt zum Teil an unseren unzureichenden Kenntnissen über die physikochemische Natur quellbarer Gele. Immerhin scheint Wo. Pauli im Recht zu sein, wenn er meint, daß zwischen Gelen und Solen keine wesentliche Differenz bestehen kann mit Ausnahme der bei Gelen relativ geringen Verschieblichkeit der Teilchen, von der wir aber nicht wissen, wie sie zustande kommt. Daß in den Gelen Schwamm- oder Netzstrukturen im Sinne der von Bütschli begründeten

„Wabentheorie“ als besondere Eigentümlichkeit vorkommen, wird durch die fortschreitende kolloidchemische Erforschung der Gele immer unwahrscheinlicher. Es erscheint mir richtiger, die Physikochemie der Gele und Sole von gemeinsamen Gesichtspunkten aus zu behandeln. Die von F. Hofmeister entdeckte Quellungsbeeinflussung von Leimplatten durch Salze ist zweifellos ebenso als ein Löslichkeitsphänomen, eine „lyotrope Erscheinung“ im Sinne von H. Freundlich, zu deuten, wie die in vieler Hinsicht sehr analog vor sich gehende Aussalzung von Eiweiß-Solen. Denn alle jene Neutralsalze, welche am stärksten eiweißfällend wirken: die mehrwertigen Kationen einerseits, andererseits die Anionen der Schwefelsäure, Zitronensäure, Weinsäure, setzen die Quellung am stärksten herab. Andererseits haben Rhodanide, Chloride, Nitrate, welche nur schwach eiweißfällend wirken, einen mehr minder ausgeprägt quellungsfördernden Einfluß.

Man kann solche Vergleiche sehr anschaulich und ziemlich genau mit Hilfe einer kleinen Wage anstellen, welche unterhalb der kleinen zur Aufnahme der Tariergranaten dienenden Schälchen eine Vorrichtung zum Befestigen von Gallertwürfelchen besitzt. Tariert man zwei in Wasser gequollene Gallertwürfelchen genau aus und läßt dieselben an der Wage befestigt in die zu vergleichenden Salzlösungen eintauchen, so lassen sich nach genügend langer Zeit, sobald man die Gefäße mit den Salzlösungen beseitigt hat, die Gewichtsdifferenzen ohne weiteres feststellen. Tauchte eines der Würfelchen in Wasser ein, das andere in Salzlösung, so erfährt man den Grad der Vermehrung oder Verminderung der Quellung.

Auch die Farbstoffaufnahme durch gequollene Gelatine zeigt uns dadurch, daß sie (bei Methylenblau und Gelatine) umso stärker eintritt, je wasserreicher das Gel ist, daß es sich um Lösungserscheinungen handelt. Es fällt auf und scheint dieser Ansicht zu widersprechen, daß sich gequollene Gelatine mit Methylenblau oder Methylviolett bei Gegenwart von Sulfatlösung (welche die Quellung herabsetzt, also die Gelatine wasserärmer macht) viel stärker anfärbt, als Gelatine mit rein wässeriger Farbstofflösung. Hingegen nimmt Gelatine, welche in Rhodankalium stark gequollen ist, aus einem anderen Lösungsmittel Methylenblau nur sehr wenig auf. Daß es sich trotzdem in solchen Fällen um lyotrope Wirkungen und nicht um Adsorptionsverdrängungen handelt, ersieht man daraus, daß auch aus einer Methylenblau-Chloroformlösung mehr Farbstoff in Sulfatlösung übertritt als in reines Wasser. Dies sind

demnach alles Fälle von Lösungsverteilung. (Versuche von Dr. Helene Nothmann-Zuckerkandl.)

Wie aber Wo. Pauli für die Eiweiß-Sole gezeigt hat, daß man die Adsorptionserscheinungen mit Neutralsalz-Ionen nur bei Anwendung möglichst elektrolytfreier Kolloidlösung und verdünnter Salzlösung rein zur Anschauung bringen kann, so ist es offenbar auch bei den quellbaren Gelen. Deren Analogie mit den Solen äußert sich auch hier in vollkommener Weise. Wenn eine Eiweißlösung durch wochenlange aseptische Dialyse von den vorhandenen Elektrolyten möglichst weitgehend befreit wird, so gewinnt sie nach Paulis Erfahrungen eine Reihe charakteristischer Eigenschaften: leichte Koagulierbarkeit, geringe Viskosität und großen elektrischen Leitungswiderstand. Fügt man ein wenig Säure oder Alkali hinzu, so ändern sich diese Eigenschaften sehr stark: die Gerinnungsfähigkeit nimmt ab, Viskosität und Leitfähigkeit hingegen wachsen bis zu einem Maximum. Aus diesen Gründen spricht Pauli von nicht ionisiertem und von Ioneneiweiß. Das unelektrische Eiweiß zeigt nun viel ausgeprägter Adsorption von Neutralsalz-Ionen als das Ionen-Eiweiß, welches in vieler Hinsicht den echten Lösungen näher steht und lyotrope Erscheinungen in den Vordergrund treten läßt. Die Versuche von R. Chiari aus Paulis Institut haben gezeigt, daß die ausdialysierte Gelatine manche Vergleichspunkte mit dem unelektrischen Eiweiß bietet. Ein Hinzufügen von sehr wenig Säure oder Alkali bewirkt außerordentliche Steigerung der Quellung. Voraussichtlich wird auch bei der unelektrischen Gelatine die Salzionenadsorption am stärksten sein, während die elektronegativ aufgeladene Säuregelatine und die elektropositive Alkaligelatine vor allem Adsorptionserscheinungen mit entgegengesetzt geladenen anderen Kolloiden aufweisen wird.

Im ganzen läßt sich demnach nicht voraussetzen, daß die Zellhaut-Gele wichtige adsorptive Funktionen im Stoffwechsel ausüben. Sie werden vielmehr gelöste Stoffe wahllos dem Zellplasma zuführen, um so leichter, je stärker ihr Quellungsgrad ist. Nur im Laufe langer Zeit werden Adsorptionen relativ stark wirksamer mehrwertiger Ionen zu erreichen sein. So häufen sich in alten Zellmembranen Kalzium und Magnesium, besonders aber auch Eisen und Mangan an. Da Verdrängung durch stärker adsorbierbare Substanzen nicht möglich ist, so bleiben diese Stoffe in ungestörter Bindung liegen.

Hingegen müssen wir eine biologische Rolle jenen adsorbierten Elektrolyten zuschreiben, welche bei der intrazellulären Abscheidung von Gelen in Adsorptionsverbindung ausfallen. So ist es durch die Studien von Samec wahrscheinlich geworden, daß Elektrolyt-Adsorptionen, und zwar Phosphationenbindung, beim Unlöslichwerden der Amylumkolloide eine gewisse Bedeutung besitzen.

Schließlich haben wir auch die Bindung von kolloiden Lösungen durch Gele zu den Adsorptionserscheinungen zu rechnen. Derartige Vorgänge kommen u. a. in Betracht bei der Aufnahme von Enzymen durch feste Kolloide. Es ist wohlbekannt, wie empfindlich der Nachweis von Pepsin geführt werden kann durch Adsorption desselben an mit Salzsäure imprägnierten Fibrin- oder Elastinflöckchen, selbst in der verdünntesten Lösung. Auch die Färbungen von Zellwänden sind als Adsorption kolloider gefärbter Materialien aus der Gruppe der Tannoide, Phlobaphene usw. zu betrachten. Selbst hochmolekulare Alkaloide wie das Berberin können in Gelmembranen festgehalten werden. So wirkt die Adsorption hier wenigstens im Dienste der Stoffverteilung in der Pflanze und zur Festlegung anderwärts nicht mehr verwertbarer Körperbestandteile.

Wenigstens in gewissem Maße müssen wir unsere Betrachtungen über Gel-Adsorption auch auf die Adsorptionswirkungen durch Kolloide des Humusbodens und auf die Erreichung der hier adsorbierten Stoffe durch die nahrungsuchende Pflanze ausdehnen. Zweifellos wird es bei der Gewinnung stark adsorbierbarer Substanzen, wie der Ammonium-Ionen darauf ankommen, die Adsorptionsverbindungen derselben nach dem Verdrängungsprinzip zu lösen. Dabei kommt die elektronegative Ladung der Membrankolloide der Wurzelhaare, die „Säureausscheidung der Wurzeln" wesentlich in Betracht, um jene wichtigen Kationen für die Pflanze zu sichern. Es ist nicht erst nötig eine Säurewirkung durch Wurzelsekrete und Diffusion auf Distanzen hinaus zu entfalten, sondern die hochquellbaren elektronegativ aufgeladenen Zellmembranen erfüllen hier wohl voll den Zweck, die Umsetzung der Bodenbestandteile zu erreichen. Daß es nicht auf förmliche Säuresekretion ankommt, scheint aus der Erfahrung hervorzugehen, daß wohl die angepreßt wachsenden Wurzeln auf Lackmuspapier Rötung erzeugen, die ausgeschiedenen Flüssigkeitstropfen jedoch nicht sauer reagieren. Dies wäre durch Adsorptionswirkung elektronegativer Zellwandkolloide zu erklären.

Eine weit ausblickende Untersuchung von Baumann und Gully hat erst vor wenigen Jahren die fundamentale Bedeutung von Gel-Adsorptionen für den Stoffwechsel des Erdbodens gebührend gewürdigt. Es ist nun allerdings nicht entschieden, ob man berechtigt ist das Vorhandensein von kolloidalen „Humussäuren" im Boden vollständig in Abrede zu stellen, wie dies die beiden genannten Forscher taten. Aber wenn es auch solche hochmolekulare Säuren im Boden gibt, so spielen Adsorptionsverbindungen derselben mit anderen Bodenkolloiden eine weitaus bedeutungsvollere Rolle, als man bisher angenommen hatte, und auch die Bindung basischer Bodenbestandteile ist augenscheinlich nur zum geringen Teile salzartiger Natur, vielmehr zum größten Teile Ionenadsorption durch elektronegative Kolloide. Deshalb ist es begreiflich, daß man in der praktischen Moorkultur durch Adsorptionssättigung mit Kalk für die Aufnahme der Metallkationen durch die Pflanze viel günstigere Bedingungen schafft, und hierdurch erfolgreiche Feldwirtschaft anbahnt.

IV.

Kolloidadsorption durch flüssige kolloide Adsorbentien ist mit Unrecht bisher meistens nur da in Betracht gezogen worden, wo es sich um irreversible oder reversible Fällungserscheinungen, Ausflockungen, handelt: es muß betont werden, daß auch Lösungsadsorptionen zu berücksichtigen sind. Schon die Sättigung kolloider Flüssigkeiten mit Gasen wird man dahin zu prüfen haben, ob hier der einfache Henry-Satz gilt, oder ob vielmehr aus stark verdünnten Gasen relativ stärkere Aufnahme stattfindet, als unter erhöhtem Gasdrucke. Solche im Absorptiometer leicht ausführbare Versuche fehlen aber noch, und so ist es unentschieden, ob die Gassättigung kolloidaler Zellflüssigkeiten als reine Lösungserscheinung oder als Gasadsorption zu deuten ist. Ebenso ist es unbekannt, wie solche Erscheinungen von der Konzentration der Sole abhängen und wie etwa Salzzusätze zum Kolloid die Gasaufnahme zu fördern oder zu hemmen imstande sein mögen.

Im übrigen wird man hinsichtlich der Adsorptionserscheinungen in Kolloidflüssigkeiten einmal durch den Grad der Dispersität, und dann durch die lyophile Natur der Sole grundsätzliche Differenzen zu erwarten haben.

Es wird sich empfehlen, die Adsorptionen durch Suspensoide von jenen zu trennen, welche sich an Emulsoiden abspielen.

Suspensoide Kolloidflüssigkeiten, in denen ultramikroskopisch auflösbare Partikel: „Submikronen" eine Hauptrolle spielen und bei denen die lyophilen Eigenschaften zurücktreten, werden uns typisch durch Platinsol, Goldsol und andere Metallsole vertreten. Sole dieses Typus fehlen auch in der lebenden Zelle nicht, doch wird der kolloidchemische Charakter des lebenden Protoplasma wesentlich durch die lyophilen Emulsoide bestimmt. Wie die Metallsole oder feinst verteiltes Mastixharz zeigen, gibt es hier stetige Übergänge zu den mikroskopisch auflösbaren Suspensionen nicht mehr kolloidaler Natur. Auch nach ihrem physikalischen Verhalten sind die Suspensoide ultramikroskopisch feine Suspensionen fester Partikel in einer Flüssigkeit. Bei intravitalen Gerbstoffällungen in Pflanzenzellen durch Koffein lassen sich innerhalb des Zellraumes alle möglichen Übergänge zwischen grob tröpfchenartigen Fällungen bis zu mikroskopisch nicht mehr auflösbaren Ausscheidungen, je nach der Konzentration der vorhandenen Gerbstoffmenge beobachten. Bei geringen Gerbstoffquantitäten sieht man mikroskopisch nur die braunrote Farbe von Suspensoiden in durchfallendem Licht, ohne die Partikel selbst unterscheiden zu können. Im Zellsaft dürften manche kolloide Kontenta in derartiger Verteilung vorkommen, was noch näherer Untersuchung bedarf. Aller Wahrscheinlichkeit nach werden auch in Milchsäften ultramikroskopisch auflösbare Kolloidpartikel neben der groben Tröpfchensuspension (Emulsion) vorkommen.

Bei allen solchen Kolloiden spielen nun Adsorptionen eine große Rolle. Besonders bekannt ist die Erscheinung, daß Suspensoide durch kleine Elektrolytmengen ausgeflockt werden, ein Verhalten, das sie mit nichtkolloiden Suspensionen teilen. Hierbei spielt die elektrische Ladung der Kolloidpartikel und jene der zugesetzten Ionen eine entscheidende Rolle, indem sich nach dem von Hardy aufgestellten Grundsatz stets nur ungleichnamig geladene Partikel und Ionen ausfällen. Das Phänomen wird nach Hardy und Bredig als elektrokapillare Erscheinung aufgefaßt. In dem Momente, in welchem Elektroneutralität hergestellt wird, erreicht die Oberflächenspannung an der Kolloidgrenzfläche ihr Maximum, und es wird die bei der Koagulation stattfindende Oberflächenverkleinerung und die Absonderung des Kolloids am schnellsten stattfinden. Umgekehrt wird jeder Faktor, welcher die Potentialdifferenz zwischen Kolloidpartikeln und Dispersionsmittel erhöht, die Adsorption fördern. Dementsprechend koaguliert der

aus elektronegativen Harzkolloiden bestehende Milchsaft auf Zusatz von verdünntem Ammoniak oder anderen elektropositiven Ionen, beziehungsweise elektropositiven Kolloiden.

In allen solchen Suspensoiden ist das Quantum der dispersen Substanz, wie von den Edelmetallsolen bekannt ist, äußerst gering gegenüber der Masse des Dispersionsmittels. Deswegen werden auch kaum die durch ihre Menge bedeutungsvollen Plasmasubstanzen vorherrschend in einer derartigen Verteilung in der lebenden Zelle zu erwarten sein.

Einer eingehenden Betrachtung bedürftig sind bestimmte Adsorptionserscheinungen zwischen Suspensoiden und Emulsoidkolloiden lyophiler Natur, die man als „Bildung von Schutzkolloiden“ bezeichnet, weil die Stabilität des sonst leicht veränderlichen Suspensoids hierdurch bedeutend erhöht wird. Wie bekannt, benutzt man organische Sole mit Vorteil bei der Herstellung von dauerhaften kolloiden Metallösungen oder Solen von Hydroxyden oder Sulfiden. Die „Einhüllungshypothese“, wie sie sich zurzeit des meisten Beifalles erfreut, nimmt an, daß das Emulsionskolloid Schutzhüllen um die Submikronen des anderen Kolloids bildet, wobei es sehr wichtig ist, daß das Schutzkolloid Lösungsaffinitäten zum Dispersionsmittel besitzt, welche dem anderen Kolloid abgehen.

Ein wichtiges physiologisches Beispiel hierfür sind die Fettemulsionen. Während es nicht gelingt, in ganz reinem Wasser neutrales Fett in mehr als Spuren zu verteilen und bald Entmischung erfolgt, ist die Herstellung einer dauerhaften Emulsion ohne weiteres möglich, wenn man etwas Alkali zufügt und so ein geringes Quantum von wasserlöslichem Seifenkolloid erzeugt. Auch im Protoplasma sind offenbar die zahllosen mikroskopisch und ultramikroskopisch unterscheidbaren Tröpfchen durch solche Schutzkolloide in ihrem dispersen Zustand erhalten. Derartige „Schutzhüllenbildungen“ wären nicht möglich, wenn nicht Adsorptionsaffinitäten zwischen den beiden Kolloiden vorhanden sein würden. Man darf annehmen, daß auch hier der elektrische Ladungssinn entscheidet und daß nur ungleichnamig elektrische Teilchen die Adsorptionsverbindung eingehen. Im Neutralfett dürften Spuren vorhandener freier Fettsäuren hinreichen, um das Kolloid negativ aufzuladen; adsorbiert werden daher die elektropositiv geladenen Alkaliseifen. Das amphotere Eiweiß wird in der Zelle sehr ausgiebig zu Adsorptionen an elektronegative und elektropositive Sus-

pensionskolloide verwendbar sein und auf diese Art eine große Rolle als Schutzkolloid spielen.

Ein Fall von Schutzkolloidwirkung liegt auch wahrscheinlich in der blauen Jodstärke vor. Da alle Einwirkungen, welche wie Alkoholzusatz, Jodkalium die Dispersität des Stärkekolloids herabsetzen, auch einen roten Färbungsumschlag der Jodstärkelösung herbeiführen, so kann man annehmen, daß sich dabei die Größe der Jodteilchen verringert, bis sie endlich die Größenordnung der Molekel erreicht und die braunrote Farbe der Jodjodkaliumlösung oder Jodtinktur auftritt. Analog den Goldsolen hat das gröber kolloid verteilte Jod eine blauviolette Färbung und die Stärke hat nur die Funktion, die Vereinigung der Partikel des kolloiddispersen Jod als „Schutzkolloid" zu verhindern. In dieser Anschauungsweise wäre es begründet für Glykogen oder Erythrodextrin, die Jod mit braunroter, beziehungsweise weinroter Farbe lösen, eine geringere Schutzkolloidwirkung anzunehmen, die in der höheren Dispersität begründet ist. Schließlich wird im Achroodextrin die Teilchengröße der Kohlenhydratlösung so gering, daß eine Schutzkolloidwirkung nicht mehr zustande kommen kann. Dem Gesagten ist zu entnehmen, daß man nur mit Vorsicht aus einer roten Jodreaktion eines Kohlenhydrates auf dessen Identität mit Glykogen oder Amylodextrin schließen darf, da man ja in jeder Stärkelösung eine rote Jodreaktion in beliebiger Intensität durch Jodkaliumzusatz erzeugen kann.

Die Schutzwirkung bei Fettkolloiden zeigt sich sehr augenfällig in den Veränderungen von Nährgewebszellen während der Keimung. In ungekeimten Samen ist das Fett in kolloider Form im Plasma verteilt und wird offenbar durch Schutzkolloide in kolloiddisperser Form erhalten. Sobald aber durch das Eingreifen fettspaltender Enzyme freie Fettsäuren in erheblicherer Menge auftreten, wird die Isoelektrizität gestört und das Schutzkolloid ist nicht mehr ausreichend, um das Zusammenfließen der submikronischen Tröpfchen zu hindern: die Fetttropfen werden mikroskopisch sichtbar. Der Prozeß schreitet nun weiter bis zur völligen Entmischung von Fett und dem übrigen Zellinhalte. Auch im ruhenden Nährgewebe gelingt es, durch Wasserzusatz zu den Schnitten, die Schutzkolloide zu entfernen und die nämliche Entmischungswirkung eintreten zu lassen.

V.

Emulsoid-Sole, d. i. kolloide Lösungen amikronischer Dispersität und lyophilen Charakters, spielen im lebenden Protoplasma als aufbauende Faktoren die allergrößte Rolle. Die Lebenserscheinungen der Zelle sind wesentlich durch die physikalischen Eigenschaften solcher Bestandteile bestimmt. Die Emulsoide umfassen das Grenzgebiet der Kolloide gegen die echten Lösungen, welche dem Gasgesetze unterworfen sind. Sie gehen stetig über in Lösungen von größerem osmotischen Druck und hoher Dispersität (Semikolloide) und schließlich in molekulardisperse Lösungen. Ein gewisser Teil der Partikel in den Solen selbst dürfte bereits in den Bereich der Größenordnung der Einzelmolekel fallen. Die Feststellung von Adsorptionserscheinungen unterliegt hier oft bedeutenden Hindernissen durch den stark lösungsartigen Charakter solcher Kolloidflüssigkeiten, welcher durch die große Affinität der Kolloidpartikel zum Lösungsmittel bedingt ist. So ist es, wie bekannt, nicht mehr möglich, Eiweißlösungen durch kleine Elektrolytmengen zu flocken und nur große Salzmengen scheiden durch ihre Einwirkung auf das Dispersionsmittel das Eiweiß aus. Dies sind rein lyotrope Wirkungen. Es sei nochmals erwähnt, daß die quellbaren Gallerten von Leim oder Kohlenhydraten ganz parallele Erscheinungen in ihrem Verhalten zu Neutralsalzen aufweisen, so daß sich solche Gallerten und lyophile Emulsoide physikalisch sehr nahe stehen, sowie andererseits lyophobe Suspensoide und die porösamorphen festen Ausscheidungen von festem unquellbarem Kolloid, die man auch hier als Gele bezeichnet.

Wir wollen die Kolloidadsorptionen an Emulsoiden nach der Art der adsorbierten Stoffe in Ionen-, Molekular- und Kolloidadsorptionen gliedern.

Das Studium der Ionenadsorption in Eiweiß-Solen hat im Anschlusse an die Arbeiten von Hardy besonders in den Untersuchungen von Wo. Pauli zu bemerkenswerten Anschauungen in der Physikochemie der Proteine geführt. Wenn man eine native Eiweißlösung durch Dialyse möglichst von beigemengten und reversibel absorbierten Elektrolyten befreit, so gewinnt das Präparat Eigenschaften, welche es in charakteristischer Weise von dem ursprünglichen Eiweiß unterscheiden. Der elektrische Leitungswiderstand wächst enorm an, die Viskosität sinkt bis auf ein bestimmtes Minimum, und die Koagulierung durch Erhitzen oder

durch Alkohol ist viel ausgeprägter und leichter zu erreichen als beim nativen Eiweiß. In diesem „unelektrischen Eiweiß-Sol" ist der Ionengehalt bis auf einen minimalen Betrag an negativen Ionen zurückgegangen und praktisch ist solches Eiweiß Nonelektrolyt. Fügt man zu solchem Eiweiß eine Spur Lauge oder Säure hinzu, nur bis zum Betrage von 1—3 Millimol, so ändert das Sol seine physikalischen Eigenschaften bedeutend. Außer dem Eintritt einer ausgeprägten elektrischen Leitfähigkeit, welche uns das Entstehen von Ionen anzeigt: Eiweiß-Anionen bei Laugenzusatz, Eiweiß-Kationen bei Säurezusatz, beobachtet man eine enorme Erhöhung der Viskosität und eine Verringerung der Koagulationsfähigkeit durch Hitze oder Alkohol. Dieser Zustand wird ionisiertes Eiweiß genannt. Beide Zustände sind reversibel ineinander überzuführen, wenn die Säure oder Lauge nur in sehr geringer Konzentration und nicht zu lange Zeit eingewirkt hat.

Von Interesse ist es, daß sich im lebenden Plasma Veränderungen hervorrufen lassen, welche augenscheinlich dem Übergang von unelektrischem in Ioneneiweiß entsprechen. Versuche von Dr. Boresch in unserem Laboratorium zeigten, daß in ausgetretenem Protoplasma von *Vaucheria* (welches in passend konzentrierter Van't Hoff-Lösung relativ sehr lange seine normale Beschaffenheit behält) kleine Alkalizusätze eine deutliche Quellung erzeugen, die sich durch Auftreten von Tröpfchen in Brownscher Bewegung verrät. Diese Veränderung geht nach Auswaschen des Alkali nach einiger Zeit zurück. Wahrscheinlich hat man hier elektronegatives (Alkali) Eiweiß aus unelektrischem Plasmaeiweiß erzeugt, ein Vorgang, der reversibel ist.

Aus verschiedenen Gründen ist anzunehmen, daß im Protoplasma sowohl unelektrische als ionisierte Eiweiß-Sole vorkommen, und von dem relativen Mengenverhältnisse beider Stoffgattungen müssen die physikalischen Eigenschaften des Zellprotoplasmas in hohem Maße beeinflußt werden.

Nonelektrolyteiweiß und Ionenprotein unterscheiden sich auch in sehr bestimmter Weise hinsichtlich der Adsorption von Salzionen. Da das Ionenprotein in seinen Eigenschaften viel mehr lösungsähnlich ist, als das unelektrische Eiweiß, so darf man voraussetzen, daß in dem letzterem die Ionenadsorption viel ausgeprägter möglich ist. So ist es auch tatsächlich gefunden worden. Setzt man zu ausdialysiertem Eiweiß eine geringe Menge von Neutralsalz, so wird die Koagulationstemperatur merklich erhöht und die Viskosität

erniedrigt (Wo. Pauli). Das Salzeiweiß ist dann stabiler als das salzfreie Nonelektrolyteiweiß. Da sehr geringe Salzmengen bei der Herbeiführung dieser Veränderung relativ viel wirksamer sind als größere, so ist die Annahme einer Salzeiweißadsorptionsverbindung nahegelegt, womit auch sonst alle Momente bei solchen Erscheinungen stimmen. Nur Elektrolyte, nicht aber Nichtleiter (Zucker, Harnstoff) sind in diesem Sinne wirksam. Während bei den Albuminen sowohl das Nonelektrolyteiweiß wie die Salzadsorptionsverbindungen löslich sind, ist das Nonelektrolyt-Globulin unlöslich und dessen Ionenadsorptionsverbindungen wasserlöslich. Es ist also möglich, daß Salzionen in der Zelle durch die Bildung von Globulinadsorptionsverbindungen bestimmte Eiweiß-Sole des Plasmas konstituieren helfen. Fügt man viel Salz zur Lösung eines Nonelektrolyteiweiß, so tritt außer der Adsorption die als Aussalzung bekannte Fällungserscheinung ein, welche mit echten Adsorptionen nichts mehr zu tun hat.

Wenn man zu Ioneneiweiß, z. B. Säureprotein, kleine Zusätze von Neutralsalz fügt, so beobachtet man, wie Pauli zeigte, Sinken der Viskosität, Förderung der Hitzegerinnung und Alkoholfällbarkeit, demnach Veränderungen, welche nicht anders als durch Rückgang der Ionisierung zustande kommen können. Die Zahl der elektroneutralen Eiweißteilchen vermehrt sich und diese adsorbieren die zugesetzten Salzionen.

An lebenden Zellen lassen sich verschiedene dieser Ionenadsorptionen beobachten und erläutern. Szücs zeigte, daß Pflanzenzellen in Gegenwart sehr verdünnter Lösungen von Aluminiumchlorid keine Schädigungen durch sonst unbedingt letale Konzentrationen von Kupfersalzen erfahren, weil das dreiwertige Al-Ion stärker adsorbiert wird als die Cu-Ionen. Mit Al-Ionen gehen die Kolloide des Cytoplasmas von *Spirogyra* starre Adsorptionsverbindungen ein, welche jede plasmolytische Kontraktion verhindern, so daß Fluri gemeint hatte, daß Aluminiumsalze das Cytoplasma durch Permeabilitätserhöhung unplasmolysierbar machen. Auch diese Adsorptionserscheinung ist reversibel. Ferner ist Ionenadsorption bei der Aufnahme von Alkaloidbasen und von vielen Anilinfarben in lebende Zellen nach den Ermittlungen von Szücs vorauszusetzen. Immerhin ist es bei den Farbstoffen, wie Methylviolett oder Methylenblau, nicht leicht, Lösungs- und Adsorptionserscheinungen im Zellplasma auseinanderzuhalten. Endler, welcher diese Verhältnisse unter meiner Leitung eingehend studierte, konnte

aber doch herausfinden, daß die Beeinflussung der Aufnahme von Methylenblau durch gleichzeitig anwesende verdünnte Salzlösungen bei saurer Reaktion entgegengesetzt verläuft, wie bei alkalischer Reaktion, was bei reinen Löslichkeitsbeeinflussungen nicht zu erwarten wäre. Es dürfte sich somit wesentlich um Adsorptionsverdrängung von Farbstoff- und Salzionen handeln. Da die Umkehrung der Fällungsreihe der Salze gerade bei einer Säurekonzentration von 1 Mol auf rund 7000 Liter erfolgt, so kann man daraus einen Rückschluß auf die Lage des isoelektrischen Punktes, auf Ladungssinn und Ladungsquantität der Plasmakolloide ziehen. Allerdings stirbt das Zellplasma bei Erreichung dieser Säuregrenze stets ab und es ist nicht möglich, dasselbe reversibel elektropositiv aufzuladen.

An die Feststellung der Ionenadsorption und der Bedeutung derselben für die Untersuchung der Plasmakolloide knüpfen sich manche fundamentale Fragen der Zellphysiologie, vor allem das Problem, wie Aufnahme von Elektrolyten und Durchtritt derselben in das Zellinnere zustandekommt. In der Pflanzenphysiologie wird dieser Vorgang meist als Lösungsdiffusion behandelt. Diese Vorstellung verliert ihre unbeschränkte Gültigkeit sofort mit dem Nachweise, daß das Cytoplasma Nonelektrolyt-Proteine mit ausgeprägter Salzadsorption enthält. Ferner müßte die Salzaufnahme im Falle einer Diffusion echter Lösungen umso schneller erfolgen, je kleiner das Molekulargewicht der aufzunehmenden Salze ist, während wir den Versuchen von Endler und von Szücs entnehmen müssen, daß umgekehrt die mehrwertigen Ionen der hochmolekularen Salze bei der Aufnahme bevorzugt werden. Dementsprechend werden ferner die am stärksten eiweißfällenden Anionen der lyotropen Reihe: Sulfate, Tartrate und Zitrate am schnellsten in die Zellen aufgenommen. Besonders bei Zellen, welche mit sehr verdünntem Kaliumcyanid oder Ammoniak behandelt worden sind, konnte Krehan in hierorts angestellten Untersuchungen die verstärkte Aufnahme der Sulfate und zweiwertigen Kationen in die Zelle sehr leicht an der auffällig erhöhten plasmolytischen Grenzkonzentration von Salzen mit solchen Ionen erkennen. Aus allen diesen Erfahrungen wäre der wichtige Grundsatz abzuleiten, daß bei Salzaufnahme in lebende Zellen die Ionenadsorption in den Plasmakolloiden den entscheidenden Faktor darstellt, konform den auch von Pauli geäußerten Ansichten über die Stoffaufnahme in Zellen. Dies erklärt uns die Erscheinung, weshalb Salzionen mit hohem

Adsorptionswert wie Ca, Al, NH_4, aber auch Alkaloid-Kationen rasch in die Zelle eindringen, während Kalium- oder Natriumhydroxyd relativ langsam permeieren.

Die großen Differenzen im Adsorptionswert der Salzionen legen uns ferner nahe, die Folgerung zu ziehen, daß das Leben der Zelle sehr stark von einer geeigneten Mischung der außerhalb der Zelle gebotenen Ionen abhängt, von einem „physiologischen Ionengleichgewicht“. Die wohlbekannte Erscheinung des Ionen-Antagonismus muß voraussichtlich Ionen von verschiedenem Adsorptionswert betreffen, und große Mengen schwächer adsorbierbarer Ionen werden durch kleine Mengen stark adsorbierbarer Ionen zu äquilibrieren sein. So ist es tatsächlich der Fall mit Natrium und Kalzium oder mit den Chlor- und Sulfationen. Die Vant 't Hoffsche Mischung, das „künstliche Seewasser“, ist nichts anderes als eine Gemeinschaft von Neutralsalzen, welche zum Plasmaeiweiß im Adsorptionsgleichgewicht stehen, d. i. seinen Ionengehalt durch Adsorptionsverdrängung in keiner Weise ändern. Solche Wirkungen sind in der Pflanzenphysiologie bei jedem plasmolytischen Versuch zu gewärtigen, und streng genommen sollte die Untersuchung des osmotischen Zelldruckes mittels plasmolytischer Methoden ausschließlich mit der Vant 't Hoffschen Salzmischung und nicht mit reinem Kaliumnitrat oder Natriumchlorid vorgenommen werden.

VI.

Die Adsorption von Nonelektrolyten durch gelöste Kolloide ist theoretisch noch sehr wenig studiert worden. Ansätze finden sich erst in jüngster Zeit in den Untersuchungen von S. Loewe über die Aufnahme von Farbstoffen, Alkaloiden, Chloroform durch Fette. Die Ergebnisse dieser Arbeit lassen keinen Zweifel darüber, daß es sich in solchen Fällen nicht um Lösungsgleichgewichte und Lösungsverteilung handelt, sondern um typische Adsorptionen. Bekanntlich hat schon 1899 H. H. Meyer für die Erscheinungen der Narkose an Tieren die Ansicht ausgesprochen, daß hierbei der Fettgehalt des Zentralnervensystems als lösendes Agens eine hervorragende Rolle spielt. Er faßte die Verteilung der Narkotika im Körper geradezu als einen Fall des Berthelotschen Verteilungssatzes auf und maß die narkotische Wirkung der einzelnen Substanzen nach der Größe der Quotienten aus deren Löslichkeiten in Fett und in Wasser, unter der Annahme, daß für jeden Stoff

dieser Quotient bei einer bestimmten Temperatur unabhängig von der Konzentration eine konstante Größe sei. Wenn man jedoch die Verteilung der Narkotika auf Fett und Wasser in weit verschiedenen Konzentrationsbereichen prüft, so gelangt man, wie Loewe zeigte, zum Ergebnis, daß der Quotient C_{Fett}/C_{Wasser} nicht dem Henry-Berthelotschen Satze gemäß konstant ist, sondern für niedere Konzentrationen relativ höhere Werte, für hohe Konzentrationen relativ niedere Werte im Vergleiche zur Proportionalitätsregel annimmt. Es folgen vielmehr die Konzentrationen in Fett und in Wasser, wie es sonst bei Adsorptionsvorgängen der Fall ist, einer annähernd parabolischen Abhängigkeitsbeziehung. Schon vor längerer Zeit hat J. Traube auf ein weiteres beachtenswertes Moment aufmerksam gemacht, welches sich gleichfalls nicht aus der Annahme einer Lösungsverteilung erklären läßt. Die narkotische Wirkung homologer Alkohole und Ester nimmt nämlich in demselben Verhältnis zu, wie die Kapillaraktivität dieser Stoffe, so daß in Molen ausgedrückt von jedem höheren Glied einer Reihe nur der dritte Teil der Konzentration des nächst niederen Gliedes genügt, um Narkose hervorzurufen. Damit war ausdrücklich auf eine Beteiligung von Grenzflächenphänomenen im Protoplasma bei der Narkose hingewiesen.

Für Pflanzenzellen hat, wie wohlbekannt, E. Overton auf die wichtige Tatsache zuerst aufmerksam gemacht, daß Plasmolyse durch eine große Zahl von organischen Verbindungen nicht zu erreichen ist, offenbar deshalb, weil die Plasmahaut für jene Substanzen in hohem Maße durchlässig ist. Overton betonte, daß gerade solche Stoffe ein derartiges Verhalten zeigen, welche, wie Alkohole, Ester und andere Narkotika oder wie Alkaloide, in Fetten gut löslich sind, und er suchte deshalb diese Permeabilität der Plasmahaut für solche Substanzen durch die Annahme fettartiger Bestandteile im Protoplasma verständlich zu machen. Hier wollen wir darauf hindeuten, daß das reichliche Permeieren jener Stoffe auf starke Adsorbierbarkeit derselben an Plasmakolloide zu beziehen ist, und daß jene Substanzen gerade solche sind, welche als stark kapillaraktiv und stark adsorbierbar bekannt sind. Dabei spielt ein Prinzip mit, welches Willard Gibbs dahin formuliert hat, daß in Systemen, worin gelöste Substanzen enthalten sind, welche die Oberflächenspannung des Lösungsmittels herabsetzen, jene Stoffe sich an der Oberfläche ansammeln müssen, welche die stärkste Erniedrigung der Oberflächenspannung bedingen. Deshalb müssen

sich in kolloiden Systemen die kapillaraktiven gelösten Stoffe vor allem an den Grenzflächen ansammeln, d. h. an diesen positiv adsorbiert werden. In der Tat sind höhere Alkohole, Fettsäuren und andere stark kapillaraktive Stoffe durch Kohlenpulver stark adsorbierbar, und dem Gibbsschen Satze entsprechend kann man eine solche Substanz durch Hinzufügen einer stärker kapillaraktiven Substanz von den Grenzflächen verdrängen. So wird die Bestimmung der Oberflächenspannung zu einem wichtigen Hilfsmittel in der Adsorptionsforschung.

An Pflanzenzellen läßt sich leicht zeigen, daß die tödliche Wirkung homologer Alkohole der oben genannten Regel von Traube entspricht. Die Wirkung nimmt mit dem Molekulargewicht in gleichem Schritte zu wie die Kapillaraktivität. Wie ich in früheren Arbeiten dargetan habe, läßt sich aber die Traubesche Regel für Pflanzenzellen zu dem wichtigen Satze erweitern, daß alle kapillaraktiven Lösungen ihre Giftgrenze in äquikapillaren Konzentrationen erreichen, sobald sie nicht besondere Giftwirkungen schon in geringeren Konzentrationen entfalten, was bei den Fettalkoholen, Ketonen, Estern der Fettreihe nur ganz vereinzelt der Fall ist. Stark fetthaltige Zellen folgen dieser Kapillaritätsregel nicht, sondern werden von den höheren Alkoholen erst in etwas höheren Konzentrationen bleibend geschädigt, als es nach der obigen Regel der Fall sein sollte. Diese Erfahrungen sprechen dafür, daß die Aufnahme und physiologische Wirkung aller dieser kapillaraktiven Stoffe wesentlich in das Gebiet der Grenzflächen- und Adsorptionserscheinungen fällt. In der Plasmahaut müssen Substanzen vorhanden sein, welche sich mit den Narkoticis beladen und durch diese Adsorptionserscheinungen schließlich jene Veränderungen erfahren, welche den unabwendbaren Tod der Zellplasmateile herbeiführen. Auf die Gründe, welche dafür sprechen, daß die bei solchen Adsorptionen wirksamen Plasmakolloide lipoidartiger Natur sind, womit bis zu einem gewissen Grade Overtons Anschauungen über die Gegenwart fettartiger Stoffe im Plasma bewahrt bleiben, kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur bemerkt, daß von einer geschlossenen Lipoidmembran im Sinne Overtons nicht die Rede sein kann, sondern das Fett in kolloiddisperser Form vorliegen dürfte. Auch läßt sich Overtons Meinung nicht halten, daß die Plasmalipoide den Weg der Stoffaufnahme in die Zelle darstellen. Es spricht vielmehr alles dafür, daß die Diffusion in die Zelle sich nur in hydroiden Medien ab-

spielt und auch die Narkotika nur soweit diffusionsfähig sind, als sie sich in den hydroiden Medien echt oder kolloidal lösen. Andererseits muß natürlich die Neigung dieser Stoffe, sich an den Grenzflächen der Plasmakolloide anzusammeln, eine rasche Diffusion und Ausbreitung der Narkotika in der Zelle unterstützen.

Daß beim Austausche wenig kapillaraktiver Nonelektrolyte, wie z. B. der Zuckerarten, wesentlich Adsorptionen mitspielen, ist nach dem Gesagten unwahrscheinlich. Indem solche Stoffe aber Alkaliverbindungen eingehen können, die ionisierbar sind oder komplexe Fettsäure- oder Eiweißverbindungen formulieren können, welche kapillaraktiv sind, so bieten sich viele Möglichkeiten, auch solche Substanzen in Ionenadsorption oder Molekularadsorption überzuführen, ein Prozeß, welcher reversibler Natur ist und allenthalben Zucker regenerieren lassen kann. Voraussichtlich liegt die ökologische Bedeutung der vielen Pflanzenglukoside ebenfalls auf diesem Gebiete, und als Säure- oder Phenolglukosid ist Zucker allenthalben fähig, an Elektro-Adsorptionen teilzunehmen.

VII.

Teilweise noch unvollkommen erforscht sind die Adsorptionserscheinungen zwischen gelösten Kolloiden untereinander. Am meisten ist bekannt von der durch elektrische Eigenschaften wesentlich bestimmten wechselseitigen Adsorption von Suspensoiden. Hingegen ist die Adsorption anderer flüssiger Kolloide durch lyophile Sole, welche Vorgänge umfaßt, die offenbar in großer Zahl und Mannigfaltigkeit im lebenden Zellinhalte stattfinden, nur wenig bekannt. Man darf von einer Reihe biologischer Erscheinungen voraussetzen, daß dieselben hier hingehören. Dies sind z. B. die Absättigungserscheinungen zwischen Enzymen und Antienzymen. Schon vor längerer Zeit konnte ich angeben, daß die durch Antienzym in ihrer Wirksamkeit gehemmte Wurzelspitzen-Oxydase wieder wirksam wird, wenn man die inaktivierte Lösung auf 62° C erwärmt. Dies beweist uns, daß keine Enzymzerstörung vorlag, sondern wahrscheinlich eine Adsorptionsverbindung, welche durch die Zerstörung des mehr thermolabilen Antienzyms wieder freies wirksames Enzym liefert. Allerdings sind jene Enzym-Antienzym-Bindungen streng spezifische Reaktionen, was sie von den gewöhnlichen Kolloidadsorptionen unterscheidet. Adsorptionsverbindungen dürften auch vorliegen, wenn sich Enzyme vom Zellplasma nicht

oder nur unvollkommen abtrennen lassen, also wo man nach dem heute üblichen Sprachgebrauche von „Endoenzymen“ spricht. Ob man das Recht hat, alle Agglutinationsreaktionen, Präzipitinreaktionen, Antitoxin-Toxinbindungen in das Gebiet der Adsorptionserscheinungen einzubeziehen, muß noch abgewartet werden. Jedenfalls hätte man hier überall spezifisch verlaufende Adsorptionen vor sich, für welche die chemische Struktur, wahrscheinlich der sterische Aufbau (Konfiguration) von Wichtigkeit ist. Da die Kapillaraktivität bei Solen lyophiler Natur oft sehr ausgeprägt vorhanden ist, wie z. B. bei Alkalieiweiß, so darf man vermuten, daß starke Adsorptionsaffinitäten hier vorkommen können. In der Tat läßt sich Eiweiß durch Kaolin und andere Adsorbentien binden, und ähnliches dürfte bei flüssigen Adsorbentien vorkommen, wenngleich derartige Fälle erst unzureichend studiert sind.

Solche reversible und irreversible Kolloidadsorptionen müssen ferner bei der Bildung von Grenzflächenmembranen im Protoplasma eine bedeutsame Rolle spielen. Durch die Adsorption von Salzionen, die speziell beim amphoteren Eiweiß weitgehende Bedeutung hat, nehmen die Sole den Charakter von elektrisch positiv oder negativ aufgeladenen Kolloiden an und müssen dementsprechend beim Eingehen von Adsorptionsverbindungen entgegengesetzt geladene Kolloide an sich reißen. Gewiß spielen elektrische Ladungsdifferenzen aber auch bei den Funktionen der Schutzkolloide eine wichtige Rolle. Es ist zu erwarten, daß ferner die Mengenverhältnisse beider Kolloide von Bedeutung sind, und im allgemeinen wird die Kolloidadsorptionsverbindung die Eigenschaften jenes Kolloids zeigen, welches im Überschusse vorhanden ist. So läßt sich verdünnte Eiweißlösung mit viel Mastixkolloid versetzt, wie Michaelis und Rona ausführten, ebenso wie Mastixsuspensoid allein, durch kleine Elektrolytmengen flocken, während das Mastixkolloid mit viel Eiweiß versetzt ein System von ausgeprägt lyophilen Eigenschaften darstellt. Daher kommt es zur Ausbildung mehrerer Fällungszonen bei niederer und höherer Elektrolytkonzentration.

Wahrscheinlich gehört die von Szücs im hiesigen Institute beobachtete Tatsache in den Kreis dieser Erscheinungen, daß die charakteristische starre Beschaffenheit des Zellplasmas durch Aluminiumsalze bei sehr geringer $Al^{\cdots}$-Konzentration eintritt, jedoch nicht bei höheren. Erst bei sehr hohen $Al^{\cdots}$-Konzentrationen sieht man wieder ein Starrwerden des Plasmas bewirkt werden. Sonst sind uns an der lebenden Zelle bisher einschlägige Fälle noch nicht

vor Augen gekommen. Wie man sieht, haben solche Erscheinungen manche Analogien mit Komplexbildungen bei chemischen Reaktionen. Mit diesen Andeutungen müssen wir uns derzeit begnügen.

Gegenüber dem geschlossenen Aufbau der Lehre von den osmotischen Erscheinungen in der Zelle bietet die Zellkolloidchemie, wie aus unserer Darstellung hervorgeht, noch einen höchst unfertigen Zustand dar. Wir müssen darauf gefaßt sein, in der Lehre von den Adsorptionen im biologischen Substrat des Protoplasmas noch manches fallen zu sehen, worauf wir jetzt vielleicht große Hoffnungen setzen. Außerordentlich viel Arbeit wird noch zu leisten sein, um die verläßlichen physikalischen Fundamente zu schaffen, auf denen sich ein bleibender Bau als die Lehre von den Biokolloiden erheben soll.

Wichtig für die Physiologie bleibt aber die allgemeine Erkenntnis, daß nur von einer gründlichen physikalischen Erforschung des Lebenssubstrates dauernder und wahrer Fortschritt zu erhoffen ist.

Der Verfasser erinnert sich oft und dankbar eines Wortes aus dem Munde des Meisters der pflanzenphysiologischen Forschung, das er vor nunmehr zwanzig Jahren während seiner Arbeitszeit im Leipziger Institute im Laufe der vielen lehrreichen wissenschaftlichen Gespräche vernommen hat: daß in der Physiologie nichts sicher sei, was nicht dem Boden exakter physikalischer Methodik entsprossen ist.

Prag, Juli 1914;

Pflanzenphysiologisches Institut der deutschen Universität.

Beiträge zur Kenntnis der Ernährungsphysiologie extrem atmosphärischer Epiphyten.

Von

Rudolf Lieske.

Die Aufnahme des Wassers von Epiphyten ist schon oft Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Die bisher in der Literatur beschriebenen Versuche beziehen sich aber meist auf Beobachtungen an Gewächshauspflanzen. Die Bedingungen, unter denen die Pflanzen in unseren Gewächshäusern gedeihen, dürften nun aber keineswegs immer denen an ihren natürlichen Standorten entsprechen. Es seien daher im folgenden einige Versuche über die Wasseraufnahme von Epiphyten an ihren natürlichen Standorten mitgeteilt.

Während meines Aufenthaltes in Brasilien im Winter 1912/13 bot sich mir eine vorzügliche Gelegenheit zur Ausführung der erwähnten Untersuchungen. Im Botanischen Garten in Rio de Janeiro besteht eine natürliche Epiphyten-Vegetation von seltener Reichhaltigkeit. Das im Garten gelegene Laboratorium ist mit den modernsten Instrumenten ausgestattet und ermöglicht in bequemer Weise die Ausführung genauer Messungen.

Zunächst wurden über die Funktion des Velamens epiphytischer Orchideen Versuche angestellt. Untersuchungen hierüber sind bereits in größerer Zahl angestellt worden. Die älteren Forscher nahmen, hauptsächlich veranlaßt durch den anatomischen Bau des Velamens, an, daß die Luftwurzeln imstande sind, den Wasserdampf der Atmosphäre zu kondensieren und für ihren Stoffwechsel nutzbar zu machen. (Vgl. Unger, Chatin, Leitgeb.) Später vertrat man auf Grund physiologischer Versuche die Ansicht, daß das Velamen infolge seiner schwammigen Beschaffenheit lediglich dazu diene, tropfbar-flüssiges Wasser in größerer Menge möglichst rasch aufzusaugen. (Vgl. Duchartre, Schimper, Goebel,

Nabokich.) Durch keine der angeführten Untersuchungen ist aber ein zwingender Beweis für die Richtigkeit der einen oder anderen Ansicht erbracht worden. Die Versuche wurden im Gewächshaus und teilweise nur mit Wurzeln, nicht mit ganzen, unverletzten Pflanzen ausgeführt.

Zur Entscheidung der Frage, ob die epiphytischen Orchideen an ihren natürlichen Standorten mit den Luftwurzeln Wasserdampf zu kondensieren vermögen oder nicht, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Zahlreiche Exemplare einer im Botanischen Garten häufigen, kleinen *Epidendrum*-Art [1]) mit gut ausgebildeten Luftwurzeln wurden von ihrem Standort losgelöst, teilweise mit, teilweise ohne das Substrat, an dem sie hafteten. Nur völlig unverletzte Exemplare wurden für den Versuch verwendet, da leicht beschädigte rasch eine beträchtliche Menge Wasser verlieren.

Die Versuchspflanzen wurden dann teils an ihrem natürlichen Standort im Garten, teils im Laboratorium aufgehängt, nachdem ihr Gewicht festgestellt worden war.

Das Gewicht aller im Laboratorium am offenen Fenster aufgehängten Exemplare nahm vom ersten Versuchstage an dauernd ab, nach Verlauf von 10 Wochen waren fast alle Pflanzen gänzlich vertrocknet. Alle im Freien befindlichen Versuchspflanzen, die nicht vom Substrat getrennt worden waren, wuchsen normal weiter, ihr Gewicht nahm dauernd zu. Die von der Unterlage losgetrennten Exemplare vertrockneten teilweise, trotzdem sie völlig unverletzt waren. Die Orchideen scheinen im Gegensatz zu den Tillandsien ein gewisses Substrat für die Ernährung nötig zu haben.

Als zweiter Versuch wurden mehrere Exemplare derselben Orchidee genau gewogen und in den Exsikkator gebracht. In verschiedenen Zeiträumen (1—6 Tage) wurde je ein Exemplar aus dem Exsikkator genommen, gewogen und im Laboratorium aufgehängt. Je nach der Dauer des Aufenthaltes im Exsikkator war durch den Wasserverlust eine mehr oder weniger große Gewichtsabnahme eingetreten. Bei keiner der Pflanzen, die in vollkommen lebensfähigem Zustande aus dem Exsikkator genommen wurden, zeigte sich in der feuchten Laboratoriumsluft eine Gewichtszunahme. Sie vertrockneten alle nach einiger Zeit. Zwei aus dem Exsikkator

[1]) Die Art konnte nicht näher bestimmt werden, da Blüten nicht vorhanden waren.

ins Freie gebrachte Exemplare erreichten nach einigen Tagen ihr ursprüngliches Gewicht und wuchsen weiter.

Wenn die Luftwurzeln fähig wären, Wasserdampf zu kondensieren, so ist nicht einzusehen, weshalb die Versuchspflanzen im Laboratorium vertrocknen mußten. Die Pflanzen hatten im Laboratorium einen Wassergehalt der Luft von 80 bis 100 % zur Verfügung, genau wie an ihren natürlichen Standorten. Die Temperaturunterschiede zwischen dem Versuchsort im Laboratorium und den wenige Meter davon im Freien befindlichen Versuchsorten waren kaum nennenswert. Das Vertrocknen der Versuchspflanzen im Laboratorium kann daher nur auf den Mangel an tropfbar-flüssigem Wasser, das den Pflanzen im Freien in Form von Regen und Tau zur Verfügung stand, zurückgeführt werden.

Weitere Versuche wurden mit epiphytischen Tillandsien angestellt, die im Botanischen Garten in Rio de Janeiro in großer Menge wachsen. Wie günstig das Klima dort für das Wachstum der Tillandsien ist, beweist die Tatsache, daß in der Nähe des Gartens mehrere Telegraphendrähte ganze Reihen von *Tillandsia stricta* tragen.

Daß die extrem atmosphärischen Tillandsien ihr Wasser ausschließlich mit den Blattschuppen aufnehmen, ist eine allgemein bekannte und anerkannte Tatsache. Die Frage, ob die Tillandsien auch fähig sind, den Wasserdampf der Atmosphäre auszunützen, ist ebenfalls schon bejaht worden. (Vgl. Reiche, 1.)

Zur Entscheidung der Frage, ob die Tillandsien fähig sind, Wasserdampf zu kondensieren, wurden folgende Versuche mit *Tillandsia usneoides*, *T. stricta* und *T. recurvata* angestellt.

Die Versuchspflanzen wurden gewogen und in den Exsikkator gebracht. Das Gewicht betrug bei

	T. usneoides	*T. stricta*	*T. recurvata*
am 9. X. 12	33,54 g	31,57 g	46,72 g
14. X. 12	30,15 „	27,52 „	42,18 „
16. X. 12	29,78 „	26,35 „	40,90 „
Verlust	3,76 g = 11,2 %	5,22 g = 16,5 %	5,82 g = 12,4 %.

Der Versuch zeigt zunächst, daß die epiphytischen Tillandsien sehr gut gegen Wasserverlust geschützt sind, denn die im Verlauf von einer Woche im Exsikkator abgegebene Wassermenge ist verhältnismäßig gering.

Die Versuchspflanzen wurden nunmehr möglichst schnell aus dem Exsikkator auf eine genaue Wage gebracht. Für *Tillandsia usneoides*, ein ansehnlicher. über 30 cm langer Schweif, ergaben sich folgende Gewichte:

16. X. vorm.	11	h	29,78 g
	11,30	„	29,95 „
	12	„	30,01 „
nachm.	1	„	30,04 „
	2	„	30,00 „
	3	„	29,98 „
17. X. vorm.	10	„	29,90 „

Der Wassergehalt der Luft schwankte während der Beobachtungsdauer zwischen 85 und 93 %.

Es zeigt sich also bei *Till. usn.*, wenn sie aus dem Exsikkator in feuchte Luft gebracht wird. eine merkliche Gewichtszunahme (0,87 %). was zweifellos auf Kondensation von Wasserdampf beruht. Der Vorgang ist aber für die Pflanze durchaus nicht spezifisch, denn alle Körper kondensieren auf ihrer Oberfläche nicht nur Wasserdampf, sondern überhaupt alle Gase. Wenn man einen Körper aus einer wasserfreien Atmosphäre in eine stark wasserhaltige bringt, erfährt er naturgemäß eine Gewichtszunahme, die um so größer ist, je größer seine Oberfläche ist.

Ein Stück Holzkohle z. B. wog bei 26° und 65 % Wassergehalt der Luft 18,8852 g. Es wurde im Trockenschrank bei 105° getrocknet. Nach dem Erkalten im Exsikkator wog es 17,5355 g, hatte also 7,15 % seines Gewichtes verloren. Es wurde nun an der Luft liegen gelassen und erreichte nach einiger Zeit durch Kondensation von Wasserdampf wieder sein ursprüngliches Gewicht. Die Kohle, aus dem Exsikkator gebracht, wog

			17,5355 g
nach	1	Stunde	17,5982 „
„	2	Stunden	17,7523 „
„	5	„	18,0620 „
„	24	„	18,8026 „

Bei *T. stricta* und *T. recurvata* konnte, nachdem sie aus dem Exsikkator genommen waren, eine Gewichtszunahme nicht gemessen werden. Das liegt natürlich daran, daß die Oberfläche dieser Arten im Vergleich zum Gewicht ganz wesentlich kleiner ist als bei *T. usneoides*.

Ernährungsphysiologisch hat die Kondensation des Wasserdampfes durch *T. usneoides* sicher keine Bedeutung. Es ist ja theoretisch sehr wohl denkbar, daß die Pflanze etwa mit Hilfe osmotischer Kräfte das auf der Oberfläche kondensierte Wasser für ihren Stoffwechsel nutzbar machen könnte. Es würde dann auf der Oberfläche neues Wasser aus der Atmosphäre niedergeschlagen, und die Pflanze könnte vielleicht ihren Wasserbedarf aus dem Wasserdampf der Atmosphäre decken. Die Versuche ergaben aber, daß dies nicht der Fall ist.

Das Gewicht von *T. usneoides* nahm, nachdem die Pflanze aus dem Exsikkator genommen war, in der stark wasserdampfhaltigen Luft nicht etwa bis zu dem Anfangsgewicht zu, sondern es fiel dauernd, nachdem die rein physikalische Kondensation des Wasserdampfes beendet war.

Nach Beendigung der beschriebenen Wägungen wurden die Versuchspflanzen einmal kurz in Wasser untergetaucht. Nachdem sie einige Stunden im Freien gehangen hatten, so daß äußerlich kein Wasser mehr anhaftete, wurden sie gewogen. Es ergab sich bei allen drei Arten eine beträchtliche Gewichtszunahme, das Gewicht der Pflanzen war größer als zu Anfang des Versuches. Hierauf wurden die Pflanzen frei am offenen Fenster des Laboratoriums aufgehängt. Nach drei Wochen war bei allen Exemplaren eine beträchtliche Verminderung des Gewichtes eingetreten, nach längerer Zeit vertrockneten sie ganz.

	T. usneoides	*T. stricta*	*T. recurvata*
Anfangsgewicht	33,54 g	31,57 g	46,72 g
Nach Untertauchen in Wasser am 16. X.	37,10 „	31,65 „	46,99 „
am 3. XI.	25,18 „	22,05 „	33,58 „

Die Versuche zeigen also, daß die Tillandsien im Laboratorium bei immer offenen Fenstern vertrocknen, während sie nur wenige Meter davon entfernt im Freien ihren natürlichen Standort haben und üppig gedeihen.

Die Temperatur schwankte während der Beobachtungsdauer im allgemeinen zwischen 20° und 28° C, die Feuchtigkeit zwischen 80 und 100%. Die Unterschiede zwischen Temperatur und Luftfeuchtigkeit im Garten und Versuchslaboratorium waren nur gering. Es weisen übrigens auch die natürlichen Standorte der Epiphyten, je nachdem sie mehr oder weniger weit vom Erdboden entfernt

sind oder mehr oder weniger frei in der Luft sich befinden, beträchtliche Unterschiede von Temperatur und Wassergehalt auf. Diese Faktoren dürften also für die angeführten Versuchsergebnisse kaum ausschlaggebend sein.

Es ist jedenfalls kein Grund ersichtlich, weshalb die Tillandsien ebenso wie die Orchideen vertrocknen müßten, wenn sie fähig wären, sich den Wasserdampf der Atmosphäre nutzbar zu machen. Der Wasserdampf und die vielleicht nötigen Temperaturschwankungen standen ihnen im Laboratorium ebenso wie im Freien zur Verfügung. Daß dem Wind, der im Laboratorium natürlich nur in sehr geringem Maße einwirken konnte, eine entscheidende Bedeutung zuzuschreiben wäre, ist kaum anzunehmen, da in der Natur die erwähnten Epiphyten oft an Standorten zu finden sind, an denen starke Luftströmungen ausgeschlossen sind.

Der wesentliche Unterschied der angewendeten Versuchsorte liegt ausschließlich in dem Gehalt der Luft an flüssigem Wasser. Aufnahme von Regen und Tau ist im Laboratorium natürlich ausgeschlossen.

Für die Ernährung von *Tillandsia usneoides* scheint mir der Nebel von besonderer Bedeutung zu sein, den ich während meines Aufenthaltes in Rio de Janeiro jeden Morgen beobachten konnte. Die feinen Wassertröpfchen des Nebels, der vom Wind über die Pflanzen getrieben wird und der sich an anderen Gegenständen durchaus nicht immer als Tau niederschlägt, werden wahrscheinlich von den Schuppen der *Tillandsia* aufgesogen und bieten ihr täglich reichliche Wassermengen. Die Wassertröpfchen dürften in derselben Weise von den Schuppen festgehalten werden wie die Staubteilchen der Luft, was später noch näher besprochen wird.

Daß z. B. auf dem Jaraguá, dem höchsten Berge des Hochlandes von São Paulo, auf dem epiphytische, rosettenbildende Bromeliaceen in großer Menge wachsen, *Tillandsia usneoides* fast ganz fehlt, während sie in den Küstengebirgen sehr häufig ist, erklärt sich meiner Ansicht nach lediglich daraus, daß die tägliche, reichliche Nebelbildung der Küstenländer im Gebirge nicht auftritt.

Reiche (1) berichtet über das Auftreten von *Tillandsia usneoides* in Chile: „Zu ihrem Gedeihen braucht sie einen beträchtlichen Wasserdampfgehalt der Luft, wie er durch die der Küstenregion oder der Umgebung größerer Landseen charakteristischen Nebel geboten wird. Daß die Pflanze durch die eigentümliche Organisation der sie bekleidenden Schuppen imstande ist, den

Wasserdampf der Luft auszunutzen, braucht hier nicht erörtert zu werden.“

Diese Angaben über das Vorkommen der *Tillandsia* stimmen mit meinen Beobachtungen vollkommen überein. Daß *Tillandsia usneoides* den Wasserdampf der Luft nicht ausnutzen kann, sondern nur flüssiges Wasser, wahrscheinlich auch in feinster Verteilung als Nebel, hatten die beschriebenen Versuche ergeben. Wahrscheinlich hält der Autor nur die Begriffe „Wasserdampf“ und „Nebel“ nicht scharf auseinander.

Wenn auch durch vorstehende Versuche die Frage, ob Epiphyten fähig sind, den Wasserdampf der Atmosphäre zu kondensieren, nicht völlig entschieden ist, so wird es doch durch dieselben recht unwahrscheinlich gemacht, daß sie ihren Transpirationsverlust auch nur teilweise durch Kondensation von Wasserdampf decken können.

Asche-Analysen.

Daß viele Epiphyten ihre Nahrung ausschließlich aus der Luft beziehen, ist eine bekannte Tatsache. Die extremsten Vertreter dieser physiologisch so interessanten Gruppe sind zweifellos *Tillandsia usneoides, T. stricta* und einige ähnliche, aber weniger häufige Arten. Diese Pflanzen gedeihen ohne jedes Substrat, frei in der Luft hängend. *T. usneoides* findet sich hauptsächlich an Baumästen hängend, die langen Schweife schweben frei in der Luft, oft nur durch wenig dünne Stränge festgehalten. Jedes Stückchen, vom Winde fortgeweht, wächst da weiter, wo es gerade hängen bleibt.

Tillandsia stricta bildet im Gegensatz zu der eben erwähnten Art noch einige Haftwurzeln aus, mit denen sie an dem Substrat festgeheftet ist. Ich fand sie häufig auf glatten *Cereus*-Säulen, selbst auf den harten Stacheln von Kakteen und Palmen üppig wachsend. Das Vorkommen auf kupfernen Telegraphendrähten in Rio de Janeiro wurde bereits erwähnt.

Daß die genannten Pflanzen auch ihre mineralischen Nährstoffe aus der Atmosphäre beziehen, unterliegt keinem Zweifel. Da genaue Angaben über ihre Aschebestandteile in der mir zugängigen Literatur fast ganz fehlen, seien dieselben im folgenden für *T. usneoides* und *T. stricta* mitgeteilt.

Die veraschten Pflanzen stammen aus dem Botanischen Garten in Rio de Janeiro, wo sie auf fast allen Bäumen in großer Zahl wachsen. Das Material wurde ganz besonders sorgfältig ausgewählt,

so daß es ausgeschlossen war, daß die Mineralstoffe aus dem Substrat stammten. Für die Untersuchung von *T. usneoides* wurde ein langer Schweif verwendet, der nur an einem dünnen Strange an einem glatten Ast befestigt war und frei in der Luft hing. Für die Untersuchung von *T. stricta* wurden mehrere Exemplare verwendet, die frei auf langen, nadelförmigen Stacheln einer Palme gewachsen waren. Besondere Sorgfalt wurde darauf verwendet, den Pflanzen äußerlich anhaftenden Mineralstaub und fremde Pflanzenteilchen zu entfernen, was durch Abspülen mit Wasser und Absuchen mit der Pinzette ausgeführt wurde.

Zunächt wurde das Frischgewicht der Pflanzen festgestellt. Hierauf wurden sie im Trockenschrank bei 105° C getrocknet, dann gewogen und in einer großen Platinschale verascht. Die Analyse der Aschen wurde später in Heidelberg ausgeführt.

Eine Angabe von Reiche (2) über die Aschenbestandteile von *T. usneoides*, auf die im folgenden wiederholt Bezug genommen wird, sei hier zunächst mitgeteilt: „Aschegehalt 10,09 %. In der Asche wurde gefunden: K_2O 4,89 %, Na_2O 0,05 %, CaO 3,45 %, MgO 0,17 %, Al_2O_3 18,20 %, Fe_2O_3 7,70 %, SiO_2 55,20 % (!!), SO_3 2,25 %, P_2O_5 1,01 %, Cl 0,67 %, Kohleteilchen 0,50 %, CO_2 5,91 %. Die Asche ist also sehr reich an Tonerde-Silikat."

Meine Untersuchungen ergaben folgende Resultate:

	T. usneoides	*T. stricta*
Frischgewicht . . .	250,13 g	120,50 g
Trockengewicht . .	101,00 „	40,50 „
Asche	3,20 „	1,46 g

Der Wassergehalt beträgt für beide Pflanzen ungefähr 60 % (*T. usneoides* 59,6 %, *T. stricta* 66.3 %), was für vegetative Sprosse verhältnismäßig gering ist. Auch in bezug auf den Aschegehalt stimmen beide Pflanzen annähernd überein. Er beträgt ungefähr 3 % (*T. usneoides* 3,17 %, *T. stricta* 3,61 %) des Trockengewichtes und ist im Vergleich zu anderen, terrestrischen Pflanzen als normal zu bezeichnen. Daß Reiche in seiner Untersuchung 10,09 % Asche fand, ist auffällig und wird später noch näher erörtert.

Die Analyse der Mineralbestandteile ergab folgende Resultate:

	T. usneoides	*T. stricta*
K_2O	11,8 %	12,7 %
Na_2O	31,9 „	2,9 „
CaO	19,7 „	23,8 „

	T. usneoides	*T. stricta*
MgO	0,1 %	Spuren
Fe_2O_3	5,2 "	4,9 %
Al_2O_3	3,4 "	1,5 "
P_2O_5	3,9 "	6,2 "
SiO_2 + Sand . . .	19,2 "	30,6 "
Kohle	0,6 "	0,8 "
Cl	— "	1,8 "
SO_3	2,1 "	4,8 "
CO_2	3,8 "	14,0 "
	101,7 + Chlor	104,0

Die gefundenen Zahlen sind in beiden Fällen ein wenig zu hoch, was wahrscheinlich auf Fehler in der Alkalibestimmung zurückzuführen ist, die wegen Mangel an Material nur einfach ausgeführt werden konnte. Die Chlorbestimmung von *T. usneoides* mißlang und konnte nicht wiederholt werden. Die angegebenen Prozentzahlen sind auf eine Dezimale abgerundet, eine größere Genauigkeit ließ sich mit dem zur Verfügung stehenden Material nicht erzielen.

Besonders interessant sind die für Kieselsäure und Aluminium gefundenen Werte. Gerade die im Wasser fast unlöslichen Hauptbestandteile des Erdbodens finden sich in größter Menge in der Tillandsien-Asche. Reiche fand in seiner Analyse noch viel größere Mengen, nämlich 55,20 % SiO_2 und 18,20 % Al_2O_3. Ich vermute nun, daß die Kieselsäure und das Aluminium zum größten Teile überhaupt nicht in den Pflanzen enthalten waren, sondern daß sie denselben nur äußerlich anhafteten. Die von mir analysierten Pflanzen, die sorgfältig von anhaftendem Staub befreit worden waren, enthielten nur geringe Mengen von Aluminium und 30,6 bezw. 19,2 % Kieselsäure, also bedeutend weniger, als von Reiche angegeben wurde.

Die unter den Schuppen sitzenden, mikroskopisch immer nachweisbaren Staubteilchen lassen sich natürlich niemals ganz entfernen und bedingen bei den Analysen den großen Prozentsatz von Erdmineralien. Daß der hohe Kieselsäuregehalt in der Analyse von Reiche auf anhaftenden Staub zurückzuführen ist, scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß der Aschegehalt auf 10,09 % (gegen 3,17 %) des Trockengewichtes angegeben wird, was außergewöhnlich hoch ist.

Im Gegensatz zu den Angaben von Reiche ist in den vorliegenden Untersuchungen der Kalkgehalt der Asche recht groß. Man könnte sich das einfach daraus erklären, daß der Erdboden in der Gegend, aus der das Material von Reiche stammt, hauptsächlich aus Aluminium-Silikat besteht, während er in Rio de Janeiro stärker kalkhaltig wäre. Größere Kalkablagerungen habe ich allerdings bei Rio de Janeiro nicht beobachten können, dagegen kann das Kalzium auch aus dem Meerwasser stammen.

Aus den Analysen geht ferner hervor, daß die Blätter der untersuchten Tillandsien dasselbe Elektionsvermögen für Mineralsalze besitzen wie die Wurzeln terrestrischer Pflanzen. Das Natrium z. B. steht den Tillandsien bei der unmittelbaren Nähe des Meeres und der fast immer starken Brandung an der Felsenküste sicher von allen Elementen am reichlichsten zur Verfügung und wird trotz seiner leichten Wasserlöslichkeit doch nur im Vergleich zum Kalium in verhältnismäßig geringer Menge aufgenommen. Kalium und Natrium sind als Chloride im Meerwasser ungefähr im Verhältnis 1 : 45 enthalten, in der Tillandsien-Asche finden sich die Oxyde der betreffenden Metalle nur im Verhältnis von 1 : 3 bez. 1 : 0,23.

Auf welche Weise die extrem atmosphärischen Tillandsien ihre Mineralnährstoffe erhalten, ist noch recht wenig aufgeklärt. Daß sie dieselben nur in gelöster Form mit dem Wasser zugeführt bekommen, ist bei dem hohen Gehalt der Aschen an unlöslichen Mineralien sehr unwahrscheinlich. Ich vermute, daß die Funktion der Blattschuppen nicht ausschließlich darin besteht, daß sie das Wasser aufsaugen, sondern daß sie vor allem auch dazu bestimmt sind, die Staubteilchen der Luft festzuhalten. An dem von mir gesammelten Material konnte ich immer und meist in großer Menge Mineralstaub unter den Schuppen mikroskopisch nachweisen.

Wie gut die Schuppen befähigt sind, Staubteilchen der Luft festzuhalten, kann man durch ein einfaches Experiment leicht feststellen. Wenn man in der Nähe eines aufgehängten *Tillandsia*-Sprosses Mineralpulver (etwa fein verteiltes Kalziumkarbonat) zerstäubt und den Staub an der Pflanze vorbeibläst, so kann man nachher die Staubteilchen in großer Menge unter den Schuppen nachweisen, auch wenn man vor der Untersuchung den Sproß sorgfältig mit reiner Luft abbläst oder mit Wasser abspült.

Daß unter den Schuppen ähnlich wie an den Wurzeln terrestrischer Pflanzen Stoffe ausgeschieden werden, die imstande sind,

gewisse Bestandteile des Mineralstaubes zu lösen und für die Pflanze nutzbar zu machen, ist durchaus nicht ausgeschlossen. Schon die ausgeatmete Kohlensäure kann ja einen Teil des Staubes in wasserlösliche Form überführen. Weitere Untersuchungen werden hierüber Aufschluß geben.

Für die Ausführung eines großen Teiles der Analysen bin ich Fräulein Gertrud Wiegand zu Danke verpflichtet.

Heidelberg, Juli 1914.

Literatur.

Chatin, Anatomie des plantes aeriennes de l'ordre des Orchidées. Mém. d. soc. d. scienc. nat. de Cherbourg, 1856, p. 7.

Duchartre, Expériences sur la végétation des plantes épiphytes. Journal de la soc. imper. et centrale d'horticulture, 1856, p. 67.

Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Teil, Marburg 1889, S. 188.

Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschriften d. Wiener Akademie, math.-nat. Klasse, Bd. 24, 1864, S. 179.

Nabokich, Über die Funktionen der Luftwurzeln. Botan. Zentralbl., 1899, Bd. LXXX, S. 331.

Reiche (1), Die Vegetation der Erde VIII, Pflanzenverbreitung in Chile. Leipzig 1907, S. 113.

— — (2). Ebenda.

Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888, S. 46.

Unger, Versuche über die Funktion der Luftwurzeln der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-nat. Klasse, 1854, Bd. XII, S. 389.

Über die Schutzmittel einiger Pflanzen gegen schmarotzende *Cuscuta*.

Von

Dr. Otto Gertz,

Privatdozent an der Universität Lund.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden während des Sommersemesters 1909 im pflanzen-physiologischen Institut zu Leipzig und unter Leitung des Geheimrats Prof. W. Pfeffer ausgeführt. Sie beziehen sich auf die Frage, ob Organisationseigentümlichkeiten verschiedener Art, die bei gewissen Pflanzen vorkommen, eine ökologische Rolle spielen und zwar derart, daß sie infolge schädlicher Einwirkung auf schmarotzende *Cuscuta* die Bedeutung von Schutzmitteln zur Abwehr von dieser Pflanze haben und infolgedessen den betreffenden Pflanzen gewissermaßen eine natürliche Immunität beibringen. Diese Frage stellt sich sozusagen von selber ein infolge des Einblicks, den wir durch die grundlegenden Untersuchungen Stahls hinsichtlich der Bedeutung biologischer Schutzmittel im Kampfe der Pflanzen ums Dasein bekommen haben.

Für die Frage sind schon diejenigen Angaben von Interesse, die von Hildebrand, Wittrock, Blomqvist und noch einigen anderen Autoren gemacht worden sind, deren Mitteilungen ich bereits an anderer Stelle zusammengestellt habe (Gertz, II, S. 5, 6). Diese Untersuchungen beziehen sich auf Pflanzenformen, die als Wirte für schmarotzende *Cuscuta* in der Natur angetroffen werden. Wie mir scheint, kann jedoch diesen Angaben keine zu große Bedeutung beigemessen werden, weil ein konstatiertes Vorkommen von *Cuscuta* auf der einen oder der anderen Pflanze keineswegs den entscheidenden Beweis dafür liefert, daß die fragliche Pflanze der wirkliche Wirt für *Cuscuta* ist. Besonders wenn sich derartige Angaben auf Studien von Herbarmaterial gründen, kann der Verdacht

nicht ganz unterdrückt werden, daß es sich manchmal nur um *Cuscuta*-Sprosse handelt, die eine Pflanze umwunden und Haustorien auf dieser gebildet haben, die aber infolge giftiger oder anderer, *Cuscuta* nicht zusagender Eigenschaften ihre nahrungsaufnehmende Funktion eingestellt haben, so daß *Cuscuta* gänzlich oder wenigstens teilweise die Nahrung von einem sich in der Nähe vorfindenden Pflanzenindividuum anderer Art geschöpft hat, welches also die eigentliche Wirtspflanze darstellt. Einige Beobachtungen, die ich im folgenden näher beschreiben werde, bestätigen diese Vermutung.

Die Entscheidung können in dieser Frage offenbar nur vergleichende Kulturversuche liefern. In der älteren Literatur liegen nur bei Peirce und Mirande Mitteilungen derartiger, in dieser Richtung zielbewußt durchgeführter Untersuchungen vor. So erwähnt Peirce (S. 83) Kulturen von *Cuscuta* auf *Euphorbia*, *Aloë*, *Juncus* und *Equisetum*. In diesen Fällen entwickelte sich *Cuscuta* zwar bis zu einem gewissen Grade, aber es stellten sich im allgemeinen früher oder später bei dem Schmarotzer kränkliche Symptome ein, die sich auf einen Einfluß der in den Wirtspflanzen vorhandenen, für *Cuscuta* schädlichen Substanzen, wie Milchsaft *(Euphorbia)* und Schleim *(Aloë)*, zurückführen ließen, die zu einer Vergiftung der Haustorien geführt hatten, oder auch durch einen Einfluß stark sklerifizierter Zellwände *(Juncus* und *Equisetum)* bedingt waren, welche den Haustorien erschwerten, die genannten Pflanzenteile zu durchdringen.

Von Mirande besitzen wir ausführliche Untersuchungen über *Cuscuta*-Kulturen auf Giftpflanzen mit besonderer Rücksicht auf die Bedeutung hier vorkommender spezifischer Substanzen als Schutzmittel gegen *Cuscuta*-Parasitismus. Die Untersuchungen Mirandes haben allerdings zu Ergebnissen geführt, die mit den von Peirce gewonnenen nicht in allen Punkten völlig übereinstimmen, und auch von den Beobachtungen einigermaßen abweichen, die ich selbst gemacht habe. Die bestehenden Widersprüche finden vielleicht darin eine Erklärung, daß Mirande andere *Cuscuta*-Arten gewählt hat als diejenigen, die in Peirces und meinen Versuchen zur Verwendung kamen. Hinsichtlich der wichtigeren Punkte, in denen meine Untersuchungen die Beobachtungen Mirandes berühren, komme ich im folgenden auf diese Arbeit zurück.

Auch Spisar scheint die hier berührte Frage bemerkt zu haben, aber er erwähnt in seinen Mitteilungen keine speziellen Beobachtungen hierüber.

Meine Kulturversuche machte ich in den Monaten Juni und Juli und zwar mit *Cuscuta Gronovii* Willd. Die verschiedenen Pflanzen, die als Wirte dienen sollten, wurden in Töpfe eingepflanzt, und man brachte *Cuscuta*-Sprosse auf einfache Weise zum Schmarotzen dadurch, daß die wachsenden Sproßspitzen eines *Cuscuta*-Fadens auf den Wirtspflanzen zur Berührung befestigt wurden. In einigen Fällen wurden die als Wirtspflanzen dienenden Topfgewächse durch abgeschnittene, im Wasser vegetierende Sprosse ersetzt, welche sich bei täglichem Wechseln des Wassers und bei sukzessiver Erneuerung der Schnittflächen bis zu drei Wochen ganz gesund erhielten. Weil es mir ein wenig schwierig schien, die Fehlerquellen ganz genau zu kontrollieren, die in der Einwirkung störender äußerer Einflüsse, vor allem von starker Insolation und Austrocknung, begründet waren, wurden meine Versuche nicht im Freien unternommen, sondern die Kulturen wurden ins Gewächshaus des Laboratoriums hineingestellt, wo ich nur dafür zu sorgen hatte, daß die Pflanzen nicht unter zu intensiver Sonnenbeleuchtung litten.

Zunächst waren meine Versuche auf eine Untersuchung des Einflusses gerichtet, den ein Gehalt von stark saurem Zellsaft, ätherischen Ölen, Milchsaft und Alkaloiden auf *Cuscuta* ausübt.

Als Versuchspflanzen, die infolge eines bedeutenden Gehaltes an freien organischen Säuren im Zellsaft als Wirtspflanzen für *Cuscuta* ungeeignet schienen, wurden zur Kultur folgende Pflanzen mit notorisch starker Azidität ausgewählt: *Begonia metallica* G. Smith, *Oxalis Valdiviensis* Barn., *Rumex domesticus* Hn. und *Bryophyllum calycinum* Salisb.

Begonia metallica wirkte als Wirtspflanze auf *Cuscuta* stark giftig. Nachdem die *Cuscuta*-Sprosse in Kontakt mit der erwähnten *Begonia*-Art gebracht worden waren, umwanden sie mit mehreren Drehungen die Stengelglieder und Blattstiele von ihr. Ein Einfluß der schädlichen Eigenschaften der Wirtspflanze zeigte sich speziell darin, daß die *Cuscuta*-Fäden immer dünn und zart blieben, und daß sie durch eine merkbare Umfärbung in Grün ein von dem normalen abweichendes Aussehen erhielten. Haustorien entwickelten sich zwar in verhältnismäßig bedeutender Anzahl auf den Haustorialsegmenten, aber nachdem diese die Wirtspflanze durchbohrt hatten, stellten die *Cuscuta*-Sprosse das weitere Wachstum ein. Als diese nach einiger Zeit von der Verbindung mit der Mutterkultur abgeschnitten wurden, so daß sie individuelle, allein

auf *Begonia* schmarotzende *Cuscuta*-Pflanzen darstellten, ergab sich der bemerkenswerte Erfolg, daß sich *Cuscuta* verhältnismäßig lange, bis zu drei Wochen (die Zeit, während welcher diese Versuche durchgeführt wurden), mit einer erstaunenswerten Zähigkeit am Leben erhielt und zuletzt sogar einige wenig entwickelte Blüten erzeugte.

Daß sich *Cuscuta* trotz der Giftwirkung, die ihre Wirtspflanze auszuüben schien, bei diesen Versuchen dennoch erhalten konnte, findet wohl wenigstens teilweise seine Erklärung in der Selbstverdauung, die die wachsende Sproßspitze von *Cuscuta* auf die älteren absterbenden Teile des Fadens ausübt, indem die plastischen Substanzen in jenen translociert und den Teilen in den Spitzen der Sprosse, wo Neubildung vor sich geht[1]), zugeführt werden. Zum Teil darf wohl das erwähnte Verhalten auch der Fähigkeit der *Cuscuta*-Pflanzen zugeschrieben werden, unter gewissen Bedingungen als autotrophe Pflanzen auftreten zu können, welche dank der abnorm gesteigerten Chlorophyllproduktion. die die Sprosse in gewissen pathologischen Fällen darbieten, durch Photosynthese den Bedarf organischer Nahrungsstoffe zu decken vermögen.

Weil in diesem Falle offenbar freie Oxalsäure oder vielmehr saures Kaliumoxalat die für *Cuscuta* spezifisch schädliche Substanz bildet und die Giftigkeit der Wirtspflanze zunächst von dem reichlichen Gehalt dieses Stoffes verursacht wurde, wurden mit *Begonia* Bestimmungen der Azidität des Zellsaftes gemacht. Für meine Untersuchungen kam es weniger in Betracht, eine absolute quantitative Messung des Säuregehaltes vorzunehmen, als nur relative Werte von ihm zu bekommen. Die Bestimmungen wurden deshalb nach der einfachen Methode, die Kraus (I) empfohlen hat, ausgeführt. Stücke von Stengeln und Blattstielen von *Begonia metallica* wurden zerquetscht, und aus der so erhaltenen Masse wurde Rohsaft ausgepreßt; die Aziditätsbestimmungen wurden dann durch Titrieren mit 0,1 proz. Kalilauge in der Weise ausgeführt, daß 2 ccm des Preßsaftes mit 50 ccm destillierten Wassers verdünnt und mit einem Tröpfchen alkoholischer Phenolphthaleinlösung als Indikator versetzt wurden, wonach aus einer Bürette die zur Neutralisation der Lösung erforderliche Menge von Kalilauge tropfenweise zugesetzt wurde. Eine eintretende, schwach rötliche Färbung gab den erreichten Neutralisationspunkt an.

[1]) Spisar (I, S. 331) hat gefunden, daß die Keimpflanzen von *Cuscuta Gronovii* ohne Wirtspflanzen 7 Wochen leben können und dabei eine Länge von 35 cm erreichen.

Die Azidität des *Begonia*-Saftes war ziemlich hoch, indem für Neutralisation in vier Bestimmungen durchschnittlich 15,3 ccm Kalilauge verbraucht wurden.

Zur Vergleichung unternahm ich eine Aziditätsbestimmung von dem durch Auspressung zerquetschter Stengelglieder von *Impatiens parviflora* DC. gewonnenen Rohsaft. Diese Pflanze war bei anderen Versuchen mit *Cuscuta* die gewöhnliche Wirtspflanze und konnte infolgedessen als Norm hinsichtlich der für *Cuscuta* geeignetsten Säurekonzentration gewählt werden. In vier Titrieranalysen erforderten 2 ccm Saft für Neutralisation durchschnittlich 1,3 ccm Kalilauge, was also eine 12 mal geringere Azidität als bei *Begonia metallica* bedeutet.

Einige entsprechende Untersuchungen über die Azidität des Zellsaftes bei *Cuscuta Gronovii* wurden nicht ausgeführt, obgleich diese Frage in dieser Hinsicht von Interesse gewesen wäre. Über *Cuscuta europaea* besitzen wir Untersuchungen von Wehmer (S. 147), aus denen hervorgeht, daß sich Oxalat bei dieser Pflanze nicht nachweisen läßt.

Oxalis Valdiviensis. Meine *Cuscuta*-Kulturen auf dieser Pflanze zeigten im Anfang ein ziemlich üppiges und wucherndes Aussehen. Bei näherer Untersuchung waren indessen die Haustorien im allgemeinen nur schwach entwickelt und in den meisten Fällen bräunlich gefärbt und abgestorben. Wenn die *Cuscuta*-Sprosse durch Abschneidung von der Mutterkultur isoliert wurden, trat in den Tochterkulturen, wo *Cuscuta* auf Blatt- und Infloreszenzstielen der genannten *Oxalis*-Art schmarotzte, binnen kurzem eine ausgeprägte Grünfärbung ein, was auch in den eben erwähnten *Begonia*-Kulturen der Fall war. Die Fäden wurden dünn und stellten schnell alles weitere Wachstum ein. Eine Untersuchung der Haustorien ergab, daß diese, wie erwähnt, nur schwache Ausbildung erreicht hatten und in großer Ausdehnung bräunlich gefärbt waren. In einigen Fällen konnte ich doch hier korallenförmig verzweigte oder pinselartig aufgelöste Haustorialmycelien bemerken, die an einigen Stellen in deutlichen Kontakt mit den Gefäßbündeln der Wirtspflanze getreten waren.

Es stellte sich also heraus, daß die Wirtspflanze auch in diesem Falle eine ausgeprägte Giftwirkung ausgeübt hatte, die sich in Sistierung des Wachstums der schmarotzenden *Cuscuta* äußerte. Es war indessen auch eine bedeutende Resistenz gegen die Ein-

wirkung des sauren Zellsaftes vorhanden, die sich bei *Cuscuta* geltend machte, nachdem diese auf *Oxalis* als Wirtspflanze gebracht worden war. Eine Erklärung der letzterwähnten bemerkenswerten Sachverhältnisse liegt vielleicht darin, daß die relative Üppigkeit der in den Versuchen angewandten Mutterkulturen von *Cuscuta* eine bedeutende Rolle spielt, besonders in bezug auf die Resistenzfähigkeit gegen die Einwirkung schädlicher Stoffe. In mehreren Fällen habe ich nämlich gefunden, daß die Versuchsergebnisse etwas verschieden ausfallen, wenn üppig oder dürftig ausgebildete *Cuscuta*-Individuen als Versuchspflanzen angewendet wurden. In diesem speziellen Falle vegetierten an *Oxalis* kräftige *Cuscuta*-Sprosse, und sicherlich war es gerade dadurch bedingt, daß sich die Kulturen hier ein wenig mehr abgehärtet zeigten als in den Versuchen mit *Begonia*, wo ich mit weniger üppigen Mutterkulturen von *Cuscuta* experimentierte.

Der Gehalt der Wirtspflanze an saurem Kaliumoxalat, welches auch in diesem Falle der spezifische Giftstoff war, wurde auf analoge Weise wie bei den Versuchen auf *Begonia* bestimmt. Bei vier Analysen des aus Blättern und Blütenstielen von *Oxalis* gewonnenen Saftes erforderten 2 ccm durchschnittlich 34 ccm Kalilauge zur vollständigen Neutralisation. Die Azidität war also doppelt so hoch wie bei *Begonia*, und *Cuscuta* hatte sich offenbar — abgesehen von der etwas größeren individuellen Resistenz — durch Selbstverdauung und auf Grund ihrer Fähigkeit, als autotrophe Pflanze assimilieren zu können, am Leben erhalten.

Einige *Cuscuta*-Kulturen auf *Oxalis stricta* L. verhielten sich im großen Ganzen in derselben Weise wie die Kulturen auf *Oxalis Valdiviensis*.

Rumex domesticus. Mit dieser Wirtspflanze machte ich nur eine einzige *Cuscuta*-Kultur. Der *Cuscuta*-Sproß, welcher an einem Blattstiel der Wirtspflanze befestigt wurde, führte um diesen drei bis vier flache Windungen aus. Nachdem über diese Strecke Haustorien gebildet worden waren, hörte das weitere Wachstum des Sprosses, der nebenbei eine auffallende Grünfärbung zeigte, auf. Bei anatomischer Untersuchung fand ich die Haustorien, welche überall in die Gewebe des Blattstiels eingedrungen waren, braun gefärbt und abgestorben.

Die Azidität dieser Wirtspflanze war bedeutend geringer als in den mit *Begonia* und *Oxalis* angestellten Versuchen. Der rohe

Preßsaft erforderte nämlich zur Neutralisation von 2 ccm durchschnittlich 7,7 ccm 0,1proz. Kalilauge.

Hinsichtlich dieses Versuches soll noch erwähnt werden, daß an den Stellen, die von den *Cuscuta*-Haustorien durchbohrt worden waren, die Gewebe des Blattstiels aufgerissen waren, so daß breite und tiefe, in der Längsrichtung des Stieles verlaufende Einschnitte, durch welche die Haustorien beinahe entblößt wurden, gebildet worden waren. Die Möglichkeit ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß die pathologischen Symptome weniger durch eine Einwirkung der Oxalsäure entstanden waren, als infolge einer Zerstörung der Haustorialmycelien durch Zersprengung der Blattstielgewebe, da der Gehalt der genannten Substanz keineswegs besonders hoch war. Diese Vermutung findet vielleicht eine Stütze in der von Wittrock (S. 13, 16) angeführten Angabe, daß *Cuscuta europaea* sowohl auf *Rumex Acetosa* L. (siehe auch Blomqvist, S. 364) und *Rumex Acetosella* L., als auf *Rumex domesticus* Hn. als Schmarotzer angetroffen worden ist. Es ist jedoch andererseits nicht unwahrscheinlich, daß *Cuscuta europaea* gegen den Oxalsäure führenden Zellsaft der *Rumex*-Arten eine höhere Resistenz besitzt als die von mir untersuchte *Cuscuta Gronovii*. Jedenfalls sind erneute Kulturversuche mit dieser Pflanze erforderlich, um den erwähnten Punkt genau zu ermitteln.

Bryophyllum calycinum wurde als Wirtspflanze zunächst in bezug auf die Frage ausgewählt, inwiefern eine periodische Steigerung und Verminderung der Azidität des Zellsaftes eine schädliche Einwirkung auf schmarotzende *Cuscuta* ausübt. Die sauren Eigenschaften des Zellsaftes rühren bei *Bryophyllum*, in Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer sukkulenter Pflanzenformen, nicht von löslichem Oxalat her, sondern von Isoäpfelsäure, einer Substanz, welche, wie die Versuche von Kraus, de Vries, Warburg und anderen Forschern gezeigt haben (vergl. Pfeffer, I, S. 309; Czapek, I, S. 426), einem periodischen Wechsel in quantitativer Hinsicht unterworfen ist. In der Nacht nimmt nämlich infolge der Atmung die Äpfelsäuremenge auf Grund partieller Oxydation von Kohlehydraten in bedeutendem Grade zu, während die Äpfelsäure am Tage zum größeren Teil, vielleicht unter assimilatorischer Regeneration von Kohlehydraten, wieder verschwindet.

Aus den Kulturversuchen auf *Bryophyllum calycinum* ging rvor, daß kein im erwähnten Verhältnis begründetes zuwachs-

hemmendes Moment konstatiert werden konnte. Es zeigte sich nämlich, daß *Cuscuta* sich besonders wohl auf dieser Pflanze fühlte und sehr kräftige Vegetationen entwickelte. Die Kulturen blühten sogar reichlich und boten keine pathologischen Merkmale dar: nicht einmal eine Tendenz zur Grünfärbung wurde an den Fäden beobachtet. Die angeführten Ergebnisse scheinen zu befremden, weil es sich bei der täglichen Periodizität, welcher die Säure des Zellsaftes bei *Bryophyllum* quantitativ unterworfen ist, um sehr bedeutende Differenzen handelt. Azidimetrische Bestimmungen wurden von mir nicht ausgeführt. Kraus (II, S. 452) teilt indessen über *Bryophyllum* folgende Beobachtung mit: „Bei diesem fand ich an sonnigen Augusttagen nachts die Azidität mehr als 11mal so groß als bei Tag (1 ccm Saft ergab tags 0,45, nachts 5,5 ccm Laugeverbrauch)."

Es soll noch erwähnt werden, daß laut einer Angabe Wittrocks (S. 12) *Cuscuta europaea* als Schmarotzer auf *Sedum Telephium* L. beobachtet wurde, welche Pflanze mit *Bryophyllum* hinsichtlich der periodisch wechselnden Azidität des Zellsaftes übereinstimmt.

Die angeführten Versuche haben also ergeben, daß *Cuscuta Gronovii* zu keiner normalen Entwicklung kommt, wenn sie auf die verhältnismäßig reichlich Oxalsäure führenden Pflanzen *Begonia metallica*, *Oxalis Valdiviensis* oder *Rumex domesticus* angewiesen ist. Das bei diesen vorkommende saure Kaliumoxalat scheint also die Rolle eines Schutzmittels gegen Angriffe dieses Schmarotzers zu spielen. Während *Cuscuta* auf den genannten Pflanzen fast unmittelbar alles weitere Wachstum einstellte, scheint sie, wie aus den Kulturversuchen auf *Bryophyllum calycinum* hervorgeht, für das periodische Wechseln des Äpfelsäuregehaltes der letzterwähnten Pflanze unempfindlich zu sein.

Eine weitere Aufgabe für meine biologischen *Cuscuta*-Untersuchungen bezweckte die Frage, ob auch die Exhalation von ätherischem Öl verschiedener Pflanzen als ein prophylaktisches Mittel gegen *Cuscuta*-Parasitismus zu betrachten wäre. Meine Versuche, die hinsichtlich dieses Punktes ebenfalls zu positiven Resultaten führten, wurden hauptsächlich an *Elsholzia cristata* Willd. angestellt, einer Pflanze, die mir für diese Untersuchungen ganz

besonders geeignet zu sein schien, weil sie ätherisches Öl von Drüsenhaaren auf Blättern und Stengelgliedern reichlich ausscheidet. Die Ergebnisse, welche aus den Kulturversuchen hervorgingen, waren auch in hohem Grade bemerkenswert. *Cuscuta* gedieh besonders gut und lieferte kräftige, luxuriierende Vegetationen, deren große Kraft sich nebenbei in ihrer ausgeprägt orangegelben Färbung äußerte. Nach 3 Wochen begann jedoch in sämtlichen Kulturen eine Braunfärbung der Sproßspitzen sich einzustellen, und die *Cuscuta*-Fäden begannen von der Spitze gegen die Basis hin sukzessiv abzusterben. Eine Woche, nachdem derartige Veränderungen hervorgetreten waren, waren alle Kulturen auf *Elsholzia* braun gefärbt und tot, wenn man von einigen basalen Sproßstücken absieht, die auf einer Länge von 6—8 cm noch gesund waren.

Die Ursache des plötzlichen Absterbens meiner vorher üppigen *Cuscuta*-Kulturen konnte nicht dem Einflusse der Vertrocknung zugeschrieben werden. weil andere *Cuscuta*-Pflanzen. die gleichzeitig in Kultur waren, keine Spuren ähnlicher Veränderungen zeigten, und konnte auch nicht auf einer Ansiedelung von Blattläusen beruhen, die allerdings in einigen Fällen Verwüstung in den Versuchskulturen anstellten. Statt dessen hatten sich die letalen Wirkungen offenbar durch eine langsame Vergiftung des Schmarotzers durch die Exhalation der Wirtspflanze von ätherischem Öl ergeben. Diese Vermutung wird schon durch die Untersuchungen Stahls über ätherische Öle als besonders effektive Schutzmittel gegen Angriffe von Schnecken gestützt, und in noch höherem Grade fand ich die oben skizzierte Auffassung der ökologischen Bedeutung der ätherischen Öle durch die Beobachtungen von Detto und Heller bestätigt, welche es zweifellos gemacht haben. daß ätherische Öle mehr oder weniger toxische Wirkungen ausüben und sogar in den meisten Fällen entschieden tödlich auf Pflanzenteile einwirken. Wie die Versuche Hellers ergeben haben, gehen auch solche Pflanzen wie *Dictamnus*, *Salvia*, *Mentha piperita* u. a. in der Atmosphäre ätherischen Öles, das sie selbst produzieren, zugrunde.

Um die Richtigkeit dieser Auffassung festzustellen, setzte ich *Cuscuta*-Kulturen der Einwirkung von Dämpfen verschiedener ätherischen Öle aus. Weil ein Präparat des für *Elsholzia cristata* eigentümlichen Ätheröles mir nicht zur Verfügung stand, führte ich die Versuche in dieser Richtung mit folgenden Substanzen aus: Eukalyptusöl (*Oleum eucalypti*), Zitronenöl (*O. citri aethereum*), Terpentinöl (*O. terebinthinae*), Senföl (*O. sinapis verum rectificatum*),

Thymianöl (*O. thymi album rectificatum*), Pfefferminzöl (*O. menthae piperitae*)[1]).

Nebenbei wurde zu demselben Zweck auch das Koniin geprüft, welches meiner Vermutung nach analoge Wirkungen ausüben konnte, weil es eine ölartige Substanz mit spezifischem, betäubendem Geruch ist.

Von den unwesentlichen Modifikationen des Ausführens abgesehen, die von der Parasitennatur der *Cuscuta*-Pflanze bedingt wurde, war die Methodik im großen Ganzen dieselbe, die in den Untersuchungen Hellers zur Anwendung gekommen war. Von kräftig entwickelten *Impatiens parviflora*-Pflanzen schnitt ich etwa 2 dcm lange Gipfelsprosse, auf welchen üppige *Cuscuta*-Vegetationen wucherten, ab und brachte sie mit der Schnittfläche in einen mit Wasser gefüllten Glaszylinder, wo sie zur Hälfte oder einem Drittel ihrer Länge während des Versuches unter Wasser gehalten wurden. Neben die Sprosse wurde ein Schälchen mit ätherischem Öl gestellt, dessen Exhalation in ihrer Wirkung auf *Cuscuta* und deren Wirtspflanze geprüft werden sollte. In diese Flüssigkeit wurden Filtrierpapierstückchen gehängt, welche zur Vermehrung der verdampfenden Fläche dienten. Das Ganze wurde mit einer hohen Glasglocke bedeckt. Da es von besonderer Bedeutung war, diejenige Fehlerquelle zu vermeiden, die in einem vermehrten Gehalt von Kohlensäure und Wasserdampf in der eingeschlossenen Atmosphäre begründet liegen könnte, sowie auch im fehlenden Zutritt an Sauerstoff, einem Faktor, der bei länger dauernden Versuchen besonders in Betracht zu ziehen war, bediente ich mich derselben Anordnungen, die Heller für diesen Zweck in seiner Untersuchung empfohlen hat.

Als Resultat stellten sich in den Versuchsreihen nach längerer oder kürzerer Zeit postmortale Veränderungen ein, welche sich bei *Cuscuta* in Braunfärbung der Sprosse sowie in Turgormangel, bei *Impatiens* ebenfalls durch Mangel an Turgor und durch eine glasähnlich durchleuchtende Grünfärbung der Blätter äußerte, welche von der Injektion der Interzellularen durch den Zellsaft herrührte. An den Anthocyan führenden Stengelteilen von *Impatiens* gab sich die aufgehobene Vitalität dadurch zu erkennen, daß die Anthocyanfärbung verschwunden war, augenscheinlich infolge einer post-

---

[1]) Die Präparate, deren Bezeichnungen nach E. Mercks Index, II. Auflage, 1902, angeführt sind, wurden von den chemischen Fabriken Merck in Darmstadt bezogen.

mortal eintretenden, gleichmäßigeren Verteilung des Farbstoffes über größere Gewebekomplexe. In zweifelhaften Fällen benutzte ich Plasmolyseversuche mit Salpeterlösung, um mich zu überzeugen, inwiefern vitale Phänomene sich noch in den Zellen geltend machten. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigte es sich, daß das Protoplasma neben den Chloroplasten und Stärkekörnern in den abgestorbenen Teilen von *Impatiens* sich um den Zellkern zusammengezogen hatte. Bei *Cuscuta* hatte sich in den toten Sproßteilen der Zellinhalt ebenfalls kontrahiert und ein stark schaumiges Aussehen angenommen.

In den Versuchen konnte ich bei *Cuscuta* sehr oft eine bedeutend höhere Resistenzfähigkeit gegen die Giftwirkung der ätherischen Öle feststellen als bei der Wirtspflanze *Impatiens*. Kausal dürfte dies im Zusammenhang damit stehen, daß die Oberfläche, wodurch die Sprosse von den Dämpfen beeinflußt werden, bei *Impatiens* infolge ihrer breiten, dünnen Blattspreiten mit zahlreichen Spaltöffnungen verhältnismäßig groß war, bei *Cuscuta* dagegen infolge der schuppenartigen Blattgestalt und des spärlicheren Vorkommens von Stomata stark reduziert war. Es verdient allerdings auch erwähnt zu werden, daß sowohl bei *Cuscuta* als auch bei *Impatiens* submerse Sproßteile konstant noch völlig gesund waren, nachdem das über Wasser befindliche Sproßsystem derselben Pflanzen abgestorben war. Diese Beobachtung scheint mir um so erwähnenswerter zu sein, als in den Untersuchungen Hellers nichts davon erwähnt wurde.

Eukalyptusöl. Kräftige, auf *Impatiens parviflora* festsitzende *Cuscuta*-Fäden wurden den Dämpfen dieser Substanz ausgesetzt. Nach einer Einwirkung von 5 Stunden waren die beiden Pflanzen tot, ausgenommen ihre unter Wasser befindlichen Teile. Dieses Ergebnis meines Versuches stimmt mit der Angabe Hellers überein, daß die Versuchspflanzen (*Sinapis* und *Brassica*) schon nach 5 Stunden in einer mit Dämpfen von Eukalyptusöl gesättigten Atmosphäre zugrunde gingen.

Etwas weniger kräftig wirkte das Zitronenöl. Nach 5 Stunden waren die Sproßspitzen von *Cuscuta* braun gefärbt und auf einer Länge von etwa 1½ cm hin tot. Auf der Wirtspflanze waren nach der genannten Zeit Blätter, Blüten, Früchte und Blütenknospen abgestorben, während die Stengel noch ein gesundes Aussehen hatten. Dies war auch mit den submers gehaltenen Teilen der beiden Pflanzen der Fall.

Im Versuch mit Terpentinöl waren nach 6 Stunden die *Cuscuta*-Kulturen verfärbt und tot. Ein besonders kräftiger und offenbar auf höherer Giftigkeit beruhender Effekt kam dem Senföl zu, indem in Versuchen mit dieser Substanz schon nach 2 Stunden die Kulturen getötet worden waren. Die unter Wasser befindlichen Teile von *Cuscuta* und *Impatiens* waren indessen nach der genannten Zeit noch unbeschädigt.

Die Versuche Hellers mit den drei zuletzt erwähnten ätherischen Ölen: Zitronen-, Terpentin- und Senföl, führten zur Kollabeszenz der Versuchspflanzen nach 5 bezw. 6, $4^1/_2$—5 und 18 bis 22 Stunden, Angaben, die ich also im großen Ganzen für meine Versuchspflanzen bestätigen kann, jedoch mit Ausnahme für Senföl, von dem Heller auf *Origanum*, *Lavandula* und *Mentha* eine Einwirkungszeit von 18—22 Stunden nötig fand, das aber, meinen Versuchen zufolge, auf *Impatiens* und *Cuscuta* schon nach 2 Stunden tötend wirkte. Da Senföl zu den notorisch giftigsten flüchtigen Ölen gehört, rühren offenbar diese Abweichungen in bezug auf die Länge der Einwirkungsdauer von einer verschieden hohen Resistenzfähigkeit bei den Versuchspflanzen her. Die erwähnten Pflanzen Hellers produzierten ja selbst ätherisches Öl, und einige Beobachtungen von ihm deuten darauf hin, daß eben solche Gewächse im allgemeinen eine höhere Resistenz gegen die Exhalationen von ätherischen Ölen besitzen.

Thymianöl. Sowohl *Cuscuta* als ihre Wirtspflanze zeigte in einer Atmosphäre von Thymianöl eine relativ hochgradige Resistenz. Noch nach 104 Stunden — beinahe $4^1/_2$ Tag —, als mein Versuch unterbrochen wurde, waren noch bedeutende Teile der *Cuscuta*-Sprosse bei völliger Vitalität, was auf Grund ihres frischen, turgeszenten Aussehens deutlich entschieden werden konnte und sich durch plasmolytische Versuche mit Salpeterlösung bestätigen ließ. Auch das Stengelsystem von *Impatiens* war intakt.

Die verschiedenen Phasen der Giftwirkung bei den einzelnen Versuchspflanzen sollen nach den Beobachtungen, welche in den Protokollen aufgezeichnet worden sind, angeführt werden.

16 Stunden nach dem Anfang des Versuches zeigten einige Sproßspitzen der *Cuscuta*-Fäden eine schwache Andeutung zur Braunfärbung. Nach 28 Stunden — von Beginn des Versuches gerechnet — waren auf *Cuscuta* sämtliche Sproßspitzen auf 2 bis 3 cm hin braun gefärbt und abgestorben. Nach 34 Stunden war

Cuscuta bis 2 cm unterhalb der Spitzen abgestorben. Die Wirtspflanze war noch intakt. Eine Einwirkung von 52 Stunden hatte den Erfolg, daß sowohl die Knospen, als die jungen Blätter und Früchte von *Impatiens* getötet worden waren, während *Cuscuta* noch unverändert dasselbe Aussehen wie nach einer Exposition von 34 Stunden zeigte.

Als der Versuch nach 104 Stunden unterbrochen wurde, war die Braunfärbung der *Cuscuta*-Sprosse 3—5 cm abwärts fortgeschritten, im übrigen waren die Sprosse noch lebend und gesund. Bei *Impatiens* waren sämtliche Blätter abgefallen, die Stengelteile aber gesund, abgesehen von 1 cm der Sproßspitze. Die unter Wasser sich befindenden Teile von *Cuscuta* und *Impatiens* — Stengel und Blätter — fand ich von den Dämpfen unberührt.

Bemerkenswert waren auch die Resultate, die aus meinen Versuchsreihen mit Pfefferminzöl hervorgingen. Es zeigte sich, daß die Versuchspflanzen hier eine noch höhere Resistenzfähigkeit besaßen. Die Phasen der Einwirkung von den Pfefferminzdämpfen werden durch folgende Data angegeben.

Nach 2 Tagen — 48 Stunden — war auf *Cuscuta* eine schwach hervortretende Braunfärbung der Blattränder zu bemerken. Die Wirtspflanze zeigte keine Veränderung. Einen weiteren schädlichen Einfluß der Dämpfe des ätherischen Öles konnte ich nach einer Versuchszeit von 5 Tagen (120 Stunden) auf *Cuscuta* nicht nachweisen, aber auf der Wirtspflanze war eine Einwirkung derselben deutlich zu sehen, indem Blüte, Knospen und jüngere Früchte abgestorben waren. Nach noch 6 Tagen (144 Stunden) zeigte sich *Cuscuta* im großen Ganzen von den Dämpfen unberührt, doch waren an einigen Stellen ihre Sproßspitzen braun gefärbt. Bei *Impatiens* dagegen waren die Blätter tot und abgefallen, und die Infloreszenzzweige wurden auf einer größeren Fläche braun gefärbt und abgestorben befunden.

Die weiteren Veränderungen, die eine längere Versuchszeit hier mit sich bringen würde, wurden nicht untersucht, weil nach einer Woche das Experiment abgebrochen wurde. Es ist jedoch schon aus dem Versuche deutlich ersichtlich, daß ein mit der Giftwirkung der früher geprüften Ätheröle analoger Effekt sich auch in diesem Falle geltend gemacht hätte, und es ist nicht zu bezweifeln, daß auch dieses Experiment zu vollständiger Kollabeszenz der Versuchskultur geführt hätte. Aber ein solches Ergebnis hätte eine bedeutend längere Zeit gebraucht als das der obigen Versuche,

in Anbetracht der weniger ausgeprägten Giftigkeit, die dem in diesem Versuche angewandten Pfefferminzöl zukam.

Es verdient hinzugefügt zu werden, daß in den Versuchen Hellers mit Keimlingen von *Sinapis* und *Brassica* die Pflanzen schon nach 32 Stunden in einer Atmosphäre von Thymian- und Pfefferminzöl zugrunde gingen, daß aber Keimpflanzen von *Mentha piperita* nach 74 Stunden (Pfefferminzöl) starben, und daß eine Keimpflanzenkultur von *Brassica* erst nach 5 Tagen getötet wurde, wenn die Keimlinge den Dämpfen eines *Mentha piperita*-Individuums ausgesetzt wurden.

Die Versuche mit *Conium maculatum* L. als Wirtspflanze für *Cuscuta Gronovii*, auf welche ich im folgenden in anderem Zusammenhang näher eingehen werde, lenkten meine Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, daß schon den Koniinexhalationen dieser Pflanze einigermaßen die toxische Wirkung zugeschrieben werden könnte, die *Conium* auf schmarotzende *Cuscuta* ausübte. Diese Vermutung, daß das Koniin Eigenschaften besitze, welche mit denen der ätherischen Öle als analog anzusehen wären, fand ich durch die mit der genannten Substanz angestellten Versuche bestätigt. Ich operierte hier mit der reinen freien Alkaloidbase, einer wasserhellen, ölähnlichen Flüssigkeit, die schon bei gewöhnlicher Temperatur ein wenig flüchtig ist und einen durchdringenden, widerlichen Geruch besitzt. Während des Versuches veränderte sich die Substanz zum Teil chemisch, indem sich die betreffende, im Anfang farblose Flüssigkeit rasch gelb färbte, wahrscheinlich infolge einer Oxydation, und schließlich zu einem gelblichen, klebrigen Körper halbfester Konsistenz zusammentrocknete.

Der Versuch wurde auf ähnliche Weise wie die vorhergehenden Experimente mit ätherischen Ölen ausgeführt. Ein abgeschnittener *Impatiens*-Sproß mit einer kräftigen *Cuscuta*-Vegetation wurde unter einer Glasglocke den Dämpfen von Koniin in einem Glasschälchen ausgesetzt Schon nach 30 Stunden hatten sich deutliche Vergiftungssymptome eingestellt, indem bei *Impatiens* die Mehrzahl der Blätter braun gefärbt waren und schlaff herunterhingen. Die *Cuscuta*-Sprosse zeigten dagegen keine Spur von Verfärbung, sondern sie waren normal gefärbt und kräftig turgeszent. Nach einer Einwirkung von 72 Stunden wurde der Versuch abgebrochen. Alle Blätter, Blüten, Früchte und Knospen nebst kleinen Infloreszenzzweigen von *Impatiens* waren dann braun und zum

Teil abgefallen, ihre Stengel und Blattstiele aber intakt, was mit den Blattspreiten derselben Pflanze, die in Wasser submers gehalten worden waren, auch der Fall war. Die *Cuscuta*-Sprosse hatten während des Versuches überhaupt wenig gelitten. Die meisten Sproßspitzen und Knospen waren zwar braun gefärbt, aber im übrigen zeigte sich die Pflanze gesund und turgeszent. Die während des Versuches gebildeten neuen Axillarsprosse waren ebenfalls unbeschädigt.

Die angeführten Versuche mit ätherischen Ölen verschiedener Art geben also eine Erklärung der rätselhaften Bedingungen, unter welchen meine üppigen und luxuriierenden *Cuscuta*-Kulturen auf *Elsholzia cristata* zugrunde gingen. Obgleich nicht alle diese Versuche zu Ende geführt worden sind, haben sie gleichwohl feststellen können, daß die Auffassung, die ich vorher nur andeutungsweise in bezug auf *Elsholzia* ausgesprochen habe, vollkommen berechtigt ist, nämlich: daß *Elsholzia cristata* durch ihre Fähigkeit, sich eine Atmosphäre von ätherischen Ölen zu schaffen, eine nicht unwesentliche Waffe gegen die Angriffe schmarotzender *Cuscuta* besitzt. Zwar haben die Versuche daneben ergeben, besonders diejenigen mit Thymianöl, daß eine bedeutende Resistenz gegen die Giftwirkung dieser Dämpfe vorhanden ist. Diese Resistenz kann aber doch nicht verhindern, daß bei längerer Einwirkung *Cuscuta* schließlich zugrunde geht. Gerade der Vergleich zwischen dem Verlauf der *Cuscuta*-Kultur an *Elsholzia* und den Versuchen mit Pfefferminzöl und Thymianöl, die im wesentlichen einen durchgängig analogen Charakter haben, scheinen nicht gegen eine solche Schlußfolgerung zu sprechen.

Mit den Versuchen auf *Elsholzia* stimmten meine Versuche überein, in denen *Dictamnus Fraxinella* Pers. und *Ruta graveolens* L. als Wirtspflanzen für *Cuscuta* angewandt wurden. Weil jedoch der Verlauf hier nicht in derselben Weise wie in den Kulturen auf *Elsholzia* untersucht wurde, verzichte ich, diese hier zu erwähnen.

Auch Mirande ist es aufgefallen, daß den ätherischen Ölen und nahestehenden chemischen Substanzen eine Bedeutung als biologische Schutzmittel gegen *Cuscuta* zukommt. Nach den Befunden Mirandes (S. 119) vegetiert *Cuscuta europaea* mit Schwierigkeit auf *Cheiranthus Cheiri*, *Cochlearia Armorica*, *Tropaeolum majus* und *Sinapis* wegen der diesen Pflanzen zukommenden spezifischen Stoffe. Was die Labiaten wie *Mentha*, *Origanum vulgare*,

Ballota foetida, Nepeta cataria betrifft, sind diese nach Mirande den kleinen *Cuscuta*-Arten überhaupt weniger schädlich als die vorhergehenden.

In diesem Zusammenhang soll andererseits erwähnt werden, daß *Cuscuta europaea* nach Wittrock (S. 6, 8, 9) solche Pflanzen mit reichlicher Sekretion von ätherischem Öl als *Artemisia vulgaris* L., *A. Absinthium* L. (auf der letzten Art als var. *Schkuhriana* Pfeiff.) und *Hyssopus officinalis* L. und *Carum Carvi* L. (als *Cuscuta halophyta* Fr.) als Wirte verwenden kann, wie auch, daß *Cuscuta Epithymum* gerade auf solchen Pflanzen, die an ätherischen Ölen reich sind, wie auf *Thymus*-Arten und ähnlichen, auftritt.

Die letzterwähnten Angaben beziehen sich allerdings auf andere *Cuscuta*-Arten als die von mir untersuchte *Cuscuta Gronovii*. Es ist offenbar, daß man bei verschiedenen *Cuscuta*-Arten mit einer graduell verschiedenen Empfindlichkeit für die toxische Wirkung ätherischer Öle rechnen kann, einer Empfindlichkeit, die auch so gering werden kann, daß sie sich bei gewissen *Cuscuta*-Formen geradezu als Immunität in der genannten Hinsicht äußert, was jedenfalls mit *Cuscuta Epithymum* der Fall sein dürfte. Eine Beobachtung, die entschieden hierauf hindeutet, wurde von Mirande hinsichtlich der Einwirkung des Milchsaftes auf *Cuscuta* gemacht, eine Frage, die ich im folgenden noch ausführlicher behandeln werde. Mirande (S. 119) ist es nämlich aufgefallen, daß die großen *Cuscuta*-Arten sich kaum auf Euphorbiaceen ansiedeln lassen, während *Cuscuta europaea* z. B. auf *Euphorbia Cyparissias* ein ephemeres Leben führt und *Cuscuta Epithymum* hier ganz gut leben kann.

Schon Errera, Maistriau und Clautriau haben neben Stahl erkannt, daß die biologische Bedeutung der Alkaloide und anderer spezifischer Giftstoffe darin besteht, die Pflanzen, welche diese Substanzen als Zellinhalt führen, gegen Angriffe von Tieren oder Pflanzen zu schützen. Um zu untersuchen, inwiefern diese prophylaktische Funktion auch gegen *Cuscuta*-Angriffe wirksam sein könnte, stellte ich mehrere Versuchsreihen an, in denen sich als Wirtspflanzen für *Cuscuta*-Kultur die folgenden alkaloidführenden oder in anderer Hinsicht notorisch schädlichen Pflanzenformen anwendete: *Solanum nigrum* L., *Solanum tuberosum* L., *Atropa Belladonna* L., *Hyoscyamus niger* L., *Datura Stramonium* L., *Digitalis purpurea* L., *Conium maculatum* L., *Ranunculus arvensis*

L., *Tropaeolum majus* L., *Papaver Argemone* L., *Papaver dubium* L., *Euphorbia Helioscopia* L., *Rhus Toxicodendron* L.

Bevor ich zu einer Beschreibung dieser Kulturversuche übergehe, will ich einen Bericht über einige Hauptpunkte vorausschicken, die aus den Untersuchungen Mirandes hervorgegangen sind. Diese sind in großem Maßstabe durchgeführt und hinsichtlich der hier vorliegenden Frage besonders ausführlich. In der Zusammenstellung seiner Versuchsresultate führt er mehrere Beobachtungen über Kulturen von *Cuscuta europaea* und *Cuscuta japonica* auf alkaloidführenden Pflanzen an, die als Wirte einen ungünstigen Einfluß auf den Schmarotzer ausübten.

Eingehender sind von Mirande die Kulturen von *Cuscuta japonica* auf folgenden Wirtspflanzen untersucht worden: *Berberis aristata*, *Delphinium Staphisagria*, *Hyoscyamus niger*, *Aconitum Napellus* und *Amorpha fruticosa*, in welchen Fällen die Wirtspflanzen entschieden schädlich, zum Teil sogar tötend wirkten. Die Kulturen derselben *Cuscuta*-Art auf *Atropa Belladonna* und *Datura* gaben dagegen, trotz der kräftig wirkenden Giftstoffe, die für diese Pflanzen eigentümlich sind, besonders üppige und luxuriierende *Cuscuta*-Vegetationen. In physiologischer Hinsicht sind die Untersuchungen Mirandes noch andererseits von Bedeutung, weil hier ermittelt worden ist, inwiefern die in den Wirtspflanzen vorhandenen Alkaloide die Fähigkeit besitzen, durch die Zellen des Haustorialmycels in den Körper des Schmarotzers einzudringen.

Solanum nigrum. Auf dieser Pflanze stellte ich mehrere Kulturen an, denen eine ausführliche Beschreibung gewidmet werden soll, weil die Ergebnisse den Beweis führen, daß sich *Cuscuta* hier durch einen Akt physiologischer Anpassung eine Immunität gegenüber den schädigenden Substanzen der Wirtspflanze erwerben kann.

In einer Kultur zeigte *Cuscuta*, solange sie sich mit ihren Sprossen mit der Mutterkultur in Zusammenhang befand, eine kräftige, geradezu üppige Entwicklung. Die *Cuscuta*-Stengel bildeten mehrere Reihen flacher Windungen und erzeugten in reichlicher Menge Haustorien, die tief in die Gewebe der Wirtspflanzen hineindrangen. Als inzwischen 10 Tage nach dem Anfang des Versuches die auf *Solanum* befestigten *Cuscuta*-Sprosse von der Mutterpflanze abgeschnitten wurden, trat unmittelbar eine auffallende Retardierung ein, und die Sprosse wurden binnen kurzem deutlich grün. Nach

einiger Zeit begannen sich wieder Anläufe zu einem kräftigen Wachstum und reichlicher Neubildung von Sprossen zu zeigen, und die Farbe der *Cuscuta*-Pflanzen wurde orangegelb, eine wiedergewonnene höhere Vitalität andeutend. Als gegen Ende Juli ein Blühen eintrat, hatten sich auf *Solanum* die ursprünglichen *Cuscuta*-Sprosse zu Vegetationen mit völlig so üppigem und wucherndem Aussehen wie auf der normalen Wirtspflanze *Impatiens* ausgebildet.

Andere Kulturversuche auf dieser Pflanze zeigten ein nicht weniger bemerkenswertes Verhalten. Die durch eindringende Haustorien auf *Solanum* fixierten *Cuscuta*-Sprosse, deren Kontinuität mit der Mutterpflanze in diesem Falle nicht unterbrochen war, wurden nach einem anfangs eintretenden kräftigen Wachstum auffallend grün und stellten weiteres Wachstum ein, während basal vom Ansatzpunkte der fraglichen Sprosse auf *Solanum* axillare Seitensprosse von der *Cuscuta*-Mutterpflanze auswuchsen, welche bedeutend üppiger und dicker als die grün gefärbten, auf *Solanum* schmarotzenden Sprosse waren. Diese Sekundärsprosse wuchsen danach auf Kosten und unter Einschränkung der auf *Solanum* schmarotzenden Primärsprosse zu kräftigen, sympodialen Sproßsystemen aus.

Offenbar lag in letzterem Falle ein Bestreben der *Cuscuta*-Mutterpflanze vor, sich durch Entwicklung kräftiger Ersatzsprosse von den auf *Solanum* schmarotzenden Primärsprossen unabhängig zu machen, deren Ernährung eine greifbar deprimierende Einwirkung von den giftigen Substanzen in den Zellen des *Solanum*-Stengels erlitten hatte. Wie allerdings aus dem vorher erwähnten Versuch ersichtlich ist, war bei den *Cuscuta*-Sprossen, die von der Mutterkultur abgetrennt worden waren und also individuelle, zum Schmarotzen auf *Solanum* angewiesene Pflanzen darstellten, diese Herabsetzung der Vitalität vorübergehend. Vielleicht können wir mit Mirande (S. 106ff.) dies in Zusammenhang damit stellen, daß nach einiger Zeit in den Zellen des Haustorialmycels eine regulative Veränderung der Permeabilität des Protoplasmas in bezug auf gewisse in *Solanum* befindliche Substanzen eingetreten ist.

Hauptsächlich auf Grund meiner Beobachtungen in den *Cuscuta*-Kulturen auf *Solanum nigrum* habe ich im vorhergehenden — ohne damit die Bedeutung der Untersuchungen von Hildebrand, Wittrock und anderen Autoren herabsetzen zu wollen — hervorgehoben, daß man auf rein floristische Beobachtungen und auf die Untersuchungen von den Studien des Herbariummaterials keinen

allzu großen Wert legen darf. Gerade die eine meiner *Solanum*-Kulturen hat deutlich gezeigt, daß *Cuscuta* mit Haustorien an einer Pflanze befestigt sein kann, ohne ihre hauptsächlichste Nahrung von dieser zu holen, und daß eine ganz andere, in der Nähe sich befindende Pflanzenart die wirkliche Wirtspflanze darstellt. Die für *Cuscuta* charakteristischen physiologischen Eigentümlichkeiten, Selbstverdauung der basalen Sproßstücke und die Fähigkeit, zum Teil als autotrophe Pflanze zu assimilieren, sind ohne Zweifel auch in diesem Falle Faktoren, die in Betracht zu ziehen sind.

An *Solanum tuberosum* gelang es, Kulturen von *Cuscuta Gronovii* aufzuziehen, doch bekamen diese nicht die üppige Ausbildung, die die Kulturen auf *Solanum nigrum* auszeichnete, sondern boten deutliche pathologische Kennzeichen dar. Dies Verhalten wird einfach dadurch erklärt, daß ich als Wirtspflanze ganz junge, aus Kartoffelstücken aufsprießende Sprosse auswählte, deren Gehalt an Solanin, mit demjenigen älterer *Solanum tuberosum*-Pflanzen verglichen, relativ groß ist. Es kann also nicht befremden, daß in der Literatur mehrere Angaben (von Abromeit [siehe Wittrock, S. 15], Wydler, Sorauer [S. 44]) über beobachtete Fälle vorliegen, wo *Cuscuta europaea* auf *Solanum tuberosum* schmarotzt hat, weil sich diese Angaben zweifellos auf völlig entwickelte Kartoffelstauden beziehen, welche einen reduzierten Solaningehalt haben und infolgedessen weniger giftig wirken.

Daß das Alkaloid der Atropingruppe, welches das wirksame Prinzip in *Lycium barbarum* L. (Czapek, II, S. 309) darstellt, kein Hindernis für *Cuscuta europaea* zu sein scheint, diese fragliche Pflanze als Wirt zu benutzen, geht aus einer Beobachtung Rostrups (S. 120) hervor.

Mit gutem Erfolg benutzte Mirande (S. 85, 105) als Wirtspflanzen für *Cuscuta europaea*, außer *Solanum nigrum* und *S. tuberosum*, sowohl *S. Dulcamara* L. als *Physalis Alkekengi* L. und *Nicotiana*-Arten. Peirce (S. 93) zog *Cuscuta* auf *Solanum jasminoides* Paxt. auf.

Atropa Belladonna. In Übereinstimmung mit den Befunden Mirandes (S. 85, 106) erzielte ich auf *Atropa Belladonna* üppige und kräftig entwickelte *Cuscuta*-Vegetationen. *Cuscuta* schien hier besonders wohl zu gedeihen, und die Haustorien, welche in die Gewebe der Wirtspflanze eingedrungen waren, hatten kräftige axiale

Tracheidenbündel ausgebildet, die in histologische Verbindung mit dem Gefäßbündelsystem der Wirtspflanze getreten waren.

Hyoscyamus niger. Während *Cuscuta* bei Kultur auf den vorher erwähnten Solanaceen zu verhältnismäßig guter Entwicklung, in einigen Fällen sogar in luxuriierenden Formen gekommen war, so zeigten die auf *Hyoscyamus niger* aufgezogenen *Cuscuta*-Kulturen ein auffallend kränkliches Aussehen. Der *Cuscuta*-Sproß führte um den Stengel der Wirtspflanze drei bis vier Windungen aus, und es entwickelten sich Haustorien in verhältnismäßig reichlicher Anzahl. Danach aber stellten sich die gewöhnlichen Vergiftungssymptome ein. Das Wachstum hörte auf, und die Sprosse wurden dünn und kräftig grün.

Beinahe einen ganzen Monat hindurh erhielt sich die *Cuscuta*-Kultur in diesem hinsiechenden Zustande. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß die Mehrzahl der Haustorien braun gefärbt und abgestorben waren, daß aber einige — vielleicht sekundäre Ersatzhaustorien — am Leben geblieben waren und ein axiales Spiraltracheidenbündel entwickelten, so daß sie sich einen Weg durch die Epidermis, das Kollenchym und das Rindengewebe nach dem geschlossenen Xylemzylinder bahnen konnten, wo ein reichlich verzweigtes Haustorialmycel entstand.

Es lag also hier ein Fall vor, der eine deutliche Analogie zu den Verhältnissen zeigte, die ich z. B. in den Kulturen auf *Begonia* und *Oxalis* beobachtet hatte. Die in den Parenchymzellen der Wirtspflanze sich befindenden Alkaloide, Hyoscyamin nebst anderen Basen der Atropingruppe (Czapek. II, S. 304), hatten zur Vergiftung der meisten Haustorien geführt[1]). Nur einige besonders kräftig ausgebildete Haustorien hatten, vielleicht nach erworbener Immunität, nach dem Gefäßbündelgewebe der Wirtspflanzen vorzudringen vermocht, wo wahrscheinlich nur Absorption roher Nährsäfte eingetreten war, die *Cuscuta* als fakultativ autotrophe Pflanze durch Photosynthese in organische Substanz umgewandelt hatte. Nur so läßt es sich erklären, daß sich *Cuscuta* solange, wenn auch nur in stark hinsiechendem Zustande, hatte erhalten können. Zweifellos hatte die Selbstverdauung der älteren Teile des *Cuscuta*-Sprosses von der Schnittfläche herauf mitgewirkt.

---

1) Es verdient doch näher untersucht zu werden, ob diese Wirkung auch einigermaßen dem schleimigen Drüsensekret zuzuschreiben ist, das in reichlicher Menge von den Haaren auf Stengeln und Blättern des Bilsenkrauts ausgeschieden wird.

In den Kulturversuchen Mirandes (S. 105, 107) stellte sich heraus, daß *Cuscuta japonica* nicht auf *Hyoscyamus* zur Entwicklung kam, sondern auf dieser Pflanze nur ein ephemeres Leben führte.

Datura Stramonium. Unter allen toxische Eigenschaften besitzenden Pflanzen, die in meinen Versuchen als Wirte schmarotzender *Cuscuta* fungierten, zeigte *Datura* die kräftigsten Giftwirkungen. Unmittelbar nach ein oder zwei Windungen hörte das Wachstum auf, und die Versuchssprosse wurden merkbar grün und dünn. Haustorien kamen nur in geringer Anzahl und, wie es schien, mit großer Schwierigkeit zur Entwicklung. Ebenso wie es bei den vorher beschriebenen Versuchen mit *Begonia*, *Oxalis* und *Hyoscyamus* der Fall war, hielten sich diese auf *Datura* hinsiechenden Sprosse lange Zeit, und kleine akzessorische Blütenknospen kamen auch zum Schluß in der Nähe der Haustorien zur Entwicklung.

Die Schädlichkeit der Wirtspflanze war zweifellos durch ihren Alkaloidgehalt, durch das Atropin und Hyoscyamin (Czapek, II, S. 312), bedingt.

Dieser Kulturversuch auf *Datura* ist auch andererseits von Interesse, weil sein Resultat in auffallendem Widerspruch zu den Ergebnissen steht, die Mirande (S. 55) in seinen Kulturen von *C. japonica* auf *Datura*-Arten bekommen hat. Diese gaben nämlich üppige, beinahe luxuriierende Vegetationen. Es darf also diesen Versuchen zufolge als festgestellt betrachtet werden, daß verschiedene *Cuscuta*-Arten eine verschiedene spezifische Empfindlichkeit gegen die schädlichen Eigenschaften gewisser Wirtspflanzen besitzen.

Digitalis purpurea. Im Anfang entwickelte sich *Cuscuta* verhältnismäßig gut und bildete mehrere Systeme flacher Haustorialwindungen um den Stengel der Wirtspflanze. Aber nach etwa 10 Tagen stellte sie das Wachstum ein, und ihre Sprosse welkten ab. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß Haustorien zwar in reichlicher Zahl die Rinde der Wirtspflanze durchbohrt hatten und nach dem geschlossenen Bastfaserzylinder des Stengels hervorgedrungen waren, daß aber ihr weiteres Eindringen hier verhindert worden war. Die äußersten Zellagen des Bastgewebes, das die bedeutende Mächtigkeit von 5—7 Lagen erreichte, war freilich auf

lange Strecken vom Verbande mit den übrigen Zellkomplexen derart isoliert worden, daß haustoriale Zellen sich zwischen die Zellen eingekeilt hatten; offenbar aber hatten jene nicht die Fähigkeit gehabt, das kräftige Bastgewebe vollständig zu durchdringen, um die Elemente des Phloëms und Xylems zu erreichen. Besonders deutlich trat dieses Verhalten auf radialen Längsschnitten durch den Stengel der Wirtspflanze hervor.

Es ist ja möglich, daß das in den Zellen der Wirtspflanze sich befindende Glykosid, Digitalin, durch seine Giftigkeit mitgewirkt hat, aber die primäre Ursache des Absterbens der Kulturen dürfte jedoch in diesem Falle das mechanische Hindernis gewesen sein, das der Hartbastzylinder gegen die Versuche der Haustorien gesetzt hatte, um histologische Kontinuität mit den nahrungsleitenden Elementen der Wirtspflanze zu erreichen. Es ist nämlich durch die Beobachtungen Peirces (S. 84) und Kochs (S. 41) deutlich ersichtlich, daß *Cuscuta*-Sprosse in ihrer Entwicklung eine bedeutende Verzögerung durch harte, mechanische Zellelemente erleiden.

Eigene auf diesen Punkt direkt eingerichtete Versuche habe ich nicht unternommen. Von Interesse ist allerdings folgende Beobachtung Hildebrands (S. 94) über eine *Cuscuta lupuliformis*-Vegetation auf *Phragmites communis* L.: „Die an den Berührungstellen aus der *Cuscuta lupuliformis* hervortretenden Saugwarzen hielten sich nur schwach an der Oberfläche der Grasstengel fest, vielleicht weniger deswegen, weil der Saft der Gräser dem Schmarotzer nicht behagte, sondern wohl hauptsächlich aus dem Grunde, daß die Härte der kieseligen Oberhaut für die zartwandigen Zellen der *Cuscuta*-Saugwarzen nicht zu durchdringen war". Daß es *Cuscuta* schwierig fällt, den Stengel von *Equisetum* zu durchbohren, hat schon Peirce gezeigt. Doch liegen andererseits Angaben über *Cuscuta*-Parasitismus auf *Equisetum* von Wittrock (S. 14, 16) und König (vgl. Koch, S. 121) vor, sowie auch auf *Juncus compressus* Jacq., *Carex glauca* Scop. und *C. muricata* L. von Blomqvist (S. 364).

Conium maculatum. Auf dieser Pflanze wurde nur eine *Cuscuta*-Kultur gemacht, die leider schon nach 14 Tagen zugrunde ging. *Cuscuta* schien während dieser Zeit verhältnismäßig gut auf der Wirtspflanze zu gedeihen, doch war eine in die Augen fallende Tendenz zur Grünfärbung zu bemerken. Bei der anatomischen Untersuchung ging hervor, daß die Haustorien durch das zwischen den

subepidermalen Kollenchymbündeln in den Ecken des Stengels liegende Chlorenchym in das Grundgewebe der Wirtspflanze hineingedrungen waren und axiale Tracheidenbündel nebst reich verzweigten und vorzugsweise im Phloëm sich ausdehnenden Haustorialmycelien entwickelt hatten. Spuren von Desorganisation dieser Haustorialzellen durch das giftige Koniin beobachtete ich nicht.

Daß die Kulturen zugrunde gingen, hatte zunächst seinen Grund in einer Ansiedlung von Blattläusen, welche in auffallendem Grade die *Cuscuta*-Vegetation beschädigte. Trotz des Bespritzens mit Parasitol, einer geringprozentigen, durch Auslaugen von Rohtabak erhaltenen Infusion von Nikotin, ließen sich die Tierchen nicht vollständig vertreiben, und die von diesen verursachte Aphiasis führte wahrscheinlich zum Absterben der Kultur. Vielleicht war die Resistenz der *Cuscuta*-Sprosse in diesem Falle schon früher durch die Einwirkung des Koniins herabgesetzt. Aber auch an vollkommen gesunden *Cuscuta*-Kulturen auf der normalen Wirtspflanze *Impatiens parviflora*, wo dieselbe Aphiasis in einigen Fällen auftrat, stellten die Blattläuse große Verwüstungen an, so daß die *Cuscuta*-Kulturen in vielen Fällen verwelkten.

Es wäre sehr interessant gewesen, das weitere Schicksal dieser Kulturen zu verfolgen, weil ich erwartete, hier eine Parallele zum *Elsholzia*-Versuch zu finden, eine Vermutung, die mir um so mehr begründet zu sein schien, als ein oben angeführter Versuch gezeigt hatte, daß Koniindämpfe gewissermaßen eine analoge Giftwirkung wie Exhalationen ätherischer Öle besitzen.

Zur Ermittelung der eventuellen Giftwirkung des Koniins wurde außerdem ein anderer Versuch gemacht. In diesem benutzte ich Fliedermarkstäbchen, welche unter der Luftpumpe mit 0,1prozentiger Wasserlösung des genannten Alkaloids (Mercks Präparat Coniin puriss. wasserhell) injiziert wurden. Zu der Koniinlösung war eine Spur Glyzerin gesetzt, um ein Eintrocknen zu verhindern. In den Versuchen bekam ich zwar Haustorienbildung, aber Haustorialmycelien entwickelten sich nicht. *Cuscuta* schien während des Versuches keinen nachweisbaren Schaden erlitten zu haben, aber weil das Koniin sich ziemlich rasch vom Stäbchen verflüchtigte, konnte offenbar der Versuch keine Antwort auf die angestellte Frage geben.

Cuscuta europaea ist von Mirande (S. 104) auf *Cicuta virosa* L. eingepflanzt worden, wo sie nur ein ephemeres Dasein führte.

Ranunculus arvensis. *Cuscuta* gedieh vorzüglich auf dieser Pflanze, und die Kulturen zeigten ein besonders üppiges Aussehen mit stark ausgeprägter Gelbfärbung der Sprosse. Haustorien waren überall in die Gewebe der Wirtspflanze eingedrungen und hatten Kontinuität mit den Gefäßbündeln erreicht.

Mit diesem Resultat harmonieren gut einige in der Literatur vorliegenden Mitteilungen, denen zufolge *Cuscuta europaea* und andere *Cuscuta*-Arten als Schmarotzer auf Arten von *Ranunculus* [*arvensis* L. (Sorauer, S. 44, König; vgl. Koch, S. 121), *acris* L. (Wittrock, S. 12), *bulbosus* L. (Blomqvist, S. 364)] und auf anderen Ranunculaceen, wie *Clematis Vitalba* L. (Wittrock, S. 12), *Aconitum* (Sorauer, S. 44) und *Delphinium Ajacis* L. (üppig wuchernd, Hildebrandt, S. 93) beobachtet wurden.

Daß sich doch einige dieser Angaben ohne Zweifel auf mehr oder weniger kränkliche *Cuscuta*-Individuen beziehen, geht aus den *Cuscuta*-Kulturen Mirandes (S. 105) auf *Aconitum Napellus* L., *Delphinium ornatum* Bouché und *D. Staphysagria* L. hervor, auf denen sich nämlich der Schmarotzer nur mit Schwierigkeit am Leben erhielt.

Tropaeolum majus. Zeigte sich als Wirtspflanze für *Cuscuta Gronovii* wenig geeignet. Nach einigen Windungen unregelmäßiger, beinahe konvulsivischer Art um Stengel und Blattstiele von *Tropaeolum* wurden die *Cuscuta*-Sprosse außerordentlich dünn und kräftig grün, und sobald sich Haustorien ausgebildet hatten, hörte alles weitere Wachstum auf. Eine anatomische Untersuchung ergab, daß die Mehrzahl der Haustorien tot waren. An einigen Stellen konnte doch festgestellt werden, daß sich lebende jüngere — vielleicht Ersatzhaustorien — vorfanden, die außerdem in Kontinuität mit dem Gefäßbündelsystem der Wirtspflanze getreten waren. Fast überall in Rinde und Gefäßbündeln, wo die Haustorien eingedrungen waren, waren die Zellen der Wirtspflanze tot und hatten ein rotbraunes amorphes Pigment entwickelt, welches sowohl die Zellmembranen als die abgestorbenen Plasmareste tingiert hatte.

Die *Cuscuta*-Kulturen erhielten sich in diesem Zustande mehrere Wochen. Die Ursache der ausgeprägt schädlichen Wirkung, die *Tropaeolum* als Wirtspflanze auf *Cuscuta* ausübte, dürfte ihrem Gehalt an ätherischem Öl zugeschrieben werden. Weil mir kein Präparat dieser Substanz zur Verfügung stand, konnte ich nicht experimentell ermitteln, inwiefern diese Vermutung berechtigt war.

Wie ich oben erwähnt habe, fand Mirande (S. 119), daß *Cuscuta europaea* nur mit Schwierigkeit auf *Tropaeolum*[1]) und auf einigen mit dieser übereinstimmenden Pflanzen, wie *Cheiranthus*, *Cochlearia*, *Sinapis* und *Reseda*, vegetierte.

Papaver Argemone und *Papaver dubium*. Kulturversuche auf diesen Arten zeigten, daß *Cuscuta* eine bedeutende Entwicklung erreichte. Die Kulturen, welchen ich während mehr als 4 Wochen folgen konnte, waren groß und kräftig und trieben reichliche Blüten. Doch waren alle Sprosse grün gefärbt und entbehrten der kräftigen Anschwellung der haustorienproduzierenden Stengelglieder (Haustorialsegmente), die normale *Cuscuta*-Kulturen kennzeichnen.

Die Entwicklung, welche die *Cuscuta*-Kulturen hier genommen hatten, war um so bemerkenswerter, als die anatomische Untersuchung ergab, daß sich bei *Cuscuta* deutliche Vergiftungssymptome eingestellt hatten. Die Haustorien waren nämlich stark braun gefärbt und erinnerten an dunkle, schwammartige Klumpen infolge ihres Überzugs von geronnenem Milchsaft. In den Haustorialzellen waren gelbbraune, ölartige Tröpfchen zu sehen. In keinem Falle gelang es deutlich nachzuweisen — die Untersuchung wurde an einer 3 Wochen alten *Cuscuta*-Kultur gemacht —, daß die Haustorien zu den Gefäßbündeln der Wirtspflanze vorgedrungen waren, sondern diese Saugfortsätze saßen wie in die Rinde der Wirtspflanze eingekeilte Zapfen, die keine Haustorialmycelien auszubilden vermocht hatten. In diesem Zustande, in welchem die Haustorien nicht in erwähnenswertem Maße hätten normal funktionieren können, scheinen sie jedoch die Fähigkeit gehabt zu haben, sich verhältnismäßig lange Zeit am Leben zu erhalten.

Der in den Wirtspflanzen sich vorfindende Milchsaft übt also eine schädliche Einwirkung auf eindringende *Cuscuta*-Haustorien aus. Andererseits verdient jedoch erwähnt zu werden, daß *Cuscuta europaea* auf *Papaver somniferum* L. (Hildebrand, S. 93) und auf *Chelidonium majus* L. (Wittrock, S. 12, 15) als Wirtspflanzen gewachsen ist. Es ist möglich, daß sich *Cuscuta europaea* hier, gleich wie gewissen anderen Wirtspflanzen gegenüber, abweichend von *Cuscuta Gronovii* verhält, und außerdem ist es nicht unwahrschein-

[1]) Offenbar ist es einem Versehen Mirandes zuzuschreiben, daß er auf der Seite 85 seiner Arbeit *Tropaeolum* als eine vorzügliche Wirtspflanze für *Cuscuta europaea* angegeben hat.

lich, daß, wie es in anderen *Cuscuta*-Kulturen der Fall gewesen ist, besonders kräftig ernährte *Cuscuta Gronovii*-Individuen auf einer schädlichen Wirtspflanze ein kümmerliches Dasein führen können, während weniger üppige Individuen derselben Pflanze auf ihr schnell absterben.

Von Interesse sind in dieser Hinsicht zwei von Hildebrand (S. 93, 94) angeführte Beobachtungen: „Selbst an eine Pflanze von *Papaver somniferum* hatte sich die *Cuscuta europaea* gemacht: einen Fruchtstiel hatte sie zwar nur schwach umschlungen, aber in der Frucht selbst hatte sie jedoch von dem Schröpfen abgelassen, indem allem Anschein nach ihr der Milchsaft des *Papaver* nicht behagte."

Von einem von *Cuscuta lupuliformis* angegriffenen *Chelidonium majus* heißt es weiter: „Es wurden hier nicht nur die Stengel und Blätter von *Cuscuta lupuliformis* angesaugt, sondern auch die Früchte, und es blieb nicht nur bei diesem Ansaugen, sondern es kam auch zur Bildung von dicken Samenkapseln."

Euphorbia Helioscopia. Meine *Cuscuta*-Kulturen auf dieser Pflanze zeigten ein ausgeprägt kränkliches Aussehen, und betreffs der Haustorienentwicklung war eine wesentliche Übereinstimmung mit den eben beschriebenen *Papaver*-Kulturen zu sehen.

Ich habe schon oben die Kulturversuche Peirces (S. 84, 95) und Mirandes (S. 105) auf *Euphorbia Helioscopia* L., *E. Myrsinites* L. und *E. Lathyris* L. angeführt, aus welchen deutlich hervorgeht, daß die genannten Pflanzen als Wirte für *Cuscuta* nicht geeignet sind. Es soll hier hinzugefügt werden, daß sowohl *Euphorbia palustris* L. als auch eine Milchsaft führende Pflanze wie *Cynanchum Vincetoxicum* R. Br. als Wirtspflanzen für *Cuscuta europaea* beobachtet worden sind (Wittrock, S. 9, 12). Zweifellos würde eine nähere Untersuchung der fraglichen Fälle gezeigt haben, daß die an diesen Pflanzenformen parasitierende *Cuscuta* früher oder später zugrunde geht. So war es wenigstens der Fall in der Kultur Mirandes (S. 85) von *Cuscuta europaea* auf *Cynanchum Vincetoxicum.* Daß Hildebrand (S. 92) *Campanula rapunculoides* L., die ebenfalls Milchsaft führt, als eine gute Nährpflanze für dieselbe *Cuscuta*-Art gefunden hat, kann dagegen nicht befremden, weil der Milchsaft dieser Pflanze giftiger Stoffe entbehrt.

Kulturversuche auf *Rhus Toxicodendron* wurden auf abgeschnittenen, in Wasser stehenden Zweigen angestellt. Alle *Cuscuta*-Sprosse zeigten deutliche Grünfärbung.

Im Anschluß an die angeführten Versuche sollen einige *Cuscuta*-Kulturen Erwähnung finden und zwar solche, die ich auf nichtgiftigen Wirtspflanzen ausgeführt habe. Diese Versuche scheinen mir nämlich in biologischer Hinsicht von Bedeutung zu sein, weil es sich hier zeigte, daß *Cuscuta* dank gewissen den Wirtspflanzen zukommenden Organisationseigentümlichkeiten anderer Art nicht zur Entwicklung kam. Die im Versuch vorliegenden experimentellen Bedingungen sind zwar in der Natur nur selten realisiert, deuten aber jedoch auf eine Schutzfunktion gegen Angriffe schmarotzender *Cuscuta* hin. Die fraglichen Versuche beziehen sich auf Kulturen an *Quercus*, *Pinus*, *Picea* und *Larix*.

Ein Jahressproß von *Quercus robur* L. wurde abgeschnitten und in Wasser gesetzt und mit ihm ein *Cuscuta*-Stengel in Kontakt gebracht. Nach 3 Wochen, als die Blätter des Wirtssprosses vergilbten und abfielen, unterbrach ich den Versuch, und es stellte sich dann heraus, daß sich Haustorien in erheblicher Menge gebildet hatten, aber die dicken Zellwände der Epidermiszellen und des kräftigen Hypodermas im Stengel der Wirtspflanze nicht hatten durchdringen können, sondern nach der Seite gebogen worden waren. Vielleicht waren die Haustorien beim Versuche, die Oberfläche zu durchdringen, an dem glatten, auf der Länge geriffelten *Quercus*-Stengel abgeglitten. Für diese Vermutung finde ich darin eine Stütze, daß *Salix*-Sprosse, deren periphere Gewebe kaum von dickerer Konsistenz als die der *Quercus*-Sprosse sind, vorzügliche Wirtspflanzen für *Cuscuta Gronovii* darstellen (Gertz, I, S. 72; Spisar, I, S. 330). Der reichliche Gehalt der Wirtspflanze (*Quercus*) an Gerbstoff braucht nicht berücksichtigt zu werden, weil die Perforation der Epidermiszellen, wie erwähnt, nicht zustande gekommen war.

In Versuchen mit Sprossen von *Picea omorica* Pancic gelang es mir auch nicht zu konstatieren, daß die Haustorien in die Blätter hineingedrungen waren. Offenbar hatten das sklerenchymatische Hautgewebe und die sehr kräftigen subepidermalen Bastbelegungen ein rein mechanisches Hindernis gebildet. Auf dieselbe Weise fielen Versuche mit *Pinus sylvestris* L. aus.

Die Ergebnisse, die aus den Kulturen auf *Picea* und *Pinus* sowie auch auf *Larix europaea* DC. hervorgingen, sind noch für eine andere, mehr theoretische Frage von Bedeutung. Es konnte nämlich festgestellt werden, daß Haustorien rein lokal und zwar nur auf den Punkten der Haustorialsegmente, wo ein Kontakt mit einer

Nadel zustande gekommen war, gebildet wurden. Wenn die *Cuscuta*-Sprosse ihre windenden Bewegungen um die nadelbekleideten Sprosse der Versuchspflanze ausführten, so legten sich diese nur auf den Punkten, die von den Nadeln berührt wurden, an die Wirtspflanze an. Auf jedem solchen Punkte bildete sich dann ein Haustorium, während die dazwischenliegenden Stengelteile haustorienfrei blieben. Noch deutlicher trat dieses Verhalten an einigen *Picea*-Zweigen hervor, wo ich die meisten Nadeln weggeschnitten hatte, so daß *Cuscuta* nur auf voneinander ziemlich entfernten Punkten Berührung mit der Stütze erreichte. Auch hier kamen nämlich Haustorien ausschließlich auf den Kontaktstellen hervor. An einem näher untersuchten Haustorialsegment wurden somit nur zwei Haustorien in einer Entfernung von 2 cm voneinander gefunden, die hinsichtlich ihrer Lage den Berührungspunkten zweier *Picea*-Nadeln genau entsprachen.

Die Versuche bestätigten also sehr deutlich die von Peirce (S. 74) gemachten Beobachtungen, daß die Haustorienbildung rein lokal auf dem Kontaktpunkte eintritt und daß eine Leitung dieses Reizes nicht stattfindet.

Zum Schluß sollen andeutungsweise noch einige Versuche erwähnt werden, *Cuscuta*-Kulturen auf *Cleome violacea* L., *Chenopodium album* L., *Portulaca oleracea* L., *Allium sphaerocephalum* L. und *Myriophyllum proserpinacoides* Gill. aufzuziehen. Von den erwähnten Pflanzen zeigten sich die zwei ersten und speziell *Cleome violacea* als Wirtspflanzen wenig geeignet, indem die *Cuscuta*-Sprosse grün gefärbt wurden, und ihr Wachstum merkbar verlangsamt wurde. Daß auch *Cuscuta europaea* schwierig vegetiert, wenn sie zum Schmarotzen auf *Chenopodium*-Arten angewiesen ist, hat Mirande (S. 104) gefunden. In der Zusammenstellung Wittrocks (S. 12) werden *Atriplex patula* L. und „*Chenopodia marina succulenta*“ als Wirte für *Cuscuta europaea* angegeben.

Auf *Portulaca oleracea* erzielte ich *Cuscuta*-Kulturen, die verhältnismäßig gut gediehen, weil sie ein üppiges Aussehen hatten und reichliches Blühen erreichten. Die Haustorien, welche tief in die Gewebe der Wirtspflanze hineindrangen, waren alle lebend, aber in den mycelialen Hyphenzellen beobachtete ich große Öltropfen.

Auch meine Kulturen auf *Allium sphaerocephalum* lieferten verhältnismäßig kräftige Vegetationen. *Allium sp.* wird von Wittrock (S. 14) als Wirtspflanze für *Cuscuta europaea* angegeben.

Daß ebenfalls *Myriophyllum proserpinacoides* mit ihren submersen Sprossen sich als eine gute Nahrungspflanze für *Cuscuta* zeigte, habe ich an anderer Stelle (Gertz, III) beschrieben und mit dem von Glück (S. 113) beobachteten Verhalten der amphibischen *Cuscuta alba* Presl, die auf *Isoëtes*, *Batrachium*, *Echinodorus*, *Chara* und anderen Wasserpflanzen schmarotzen kann, in Zusammenhang gebracht.

Es dürfte eine schwierige Sache sein, auf der Basis des mitgeteilten Versuchsmaterials, das in einigen angeführten Fällen kaum etwas anderes als ein Ausgangspunkt für weitere Forschungen ist, eine zusammenfassende Behandlung der Frage nach den Schutzmitteln verschiedener Pflanzenformen gegen *Cuscuta*-Parasitismus zu geben. Es geht jedoch aus der obigen Darstellung mit voller Evidenz hervor, daß mehrere in der Organisation der Pflanzen gegründete Eigentümlichkeiten als Schutzeinrichtungen in der genannten Hinsicht zu betrachten sind.

Um einen orientierenden Rückblick auf die in meinen Versuchsreihen erhaltenen Resultate zu geben, mag zuerst hervorgehoben werden, daß die Wirkung, welche eine Wirtspflanze auf schmarotzende *Cuscuta* ausübt, sich unter graduell verschiedenen Formen äußert. Als allgemeine Symptome, die die *Cuscuta*-Vegetationen auf Pflanzen kennzeichnen, die wenig oder gar nicht als Wirte geeignet sind, sind stets eine mehr oder weniger reichliche Chlorophyllproduktion und eine stärkere oder schwächere Hemmung des Wachstums hervorgetreten. In einigen Fällen, wo diese pathologischen Veränderungen nur sehr leicht angedeutet waren, führte die Symbiose zu verhältnismäßig guter Entwicklung des Schmarotzers, welcher sogar reichliches Blühen und guten Fruchtansatz zeigte. In anderen Fällen dagegen deuteten die besonders kräftige Grünfärbung der schmarotzenden Sprosse, das außerordentlich retardierte Wachstum und die hochgradige Hemmung der Blütenbildung auf eine bedeutende Schwierigkeit dieses Schmarotzers, sich von der fraglichen Wirtspflanze zu ernähren, und schließlich zeigte in einigen Fällen die totale Kollabeszenz des Parasiten, daß die Wirtspflanzen die Existenz des Schmarotzers aufs Spiel setzten. Es darf in bezug auf den letzten Punkt nicht unbemerkt bleiben, daß in meinen Versuchen nur selten dieser Fall realisiert war, daß die Wirkung der Wirtspflanze auf den Schmarotzer zu seinem Zugrundegehen führte, sondern daß *Cuscuta* vielmehr, vorausgesetzt, daß es ihr gelang,

einen mehr oder weniger intimen Kontakt mit dem wasserleitenden System der Wirtspflanze zu erreichen, lange Zeit ein hinsiechendes Dasein auf dieser führte. In der Hauptsache war dies drei bemerkenswerten Eigentümlichkeiten zuzuschreiben, die für die Organisation von *Cuscuta* eigentümlich sind: nämlich Selbstverdauung der basalen Sproßteile, Fähigkeit, bis zu einem gewissen Grade als fakultativ autotrophe Pflanze, dank einer kräftig gesteigerten Chlorophyllproduktion, durch Photosynthese selbst organische Nahrung zu bereiten, und, nach Mirande, Impermeabilität der Haustorialzellen für gewisse giftige Substanzen. Die letzterwähnte Eigenschaft darf jedoch noch als hypothetisch betrachtet werden, weil die Untersuchungen Mirandes in diesem Punkte nicht völlig beweisend sind[1]).

Hinsichtlich der Qualität der Mittel, die von verschiedenen Pflanzen als Schutz gegen *Cuscuta*-Parasitismus in Anspruch genommen werden und diesen gewissermaßen eine natürliche Immunität verleihen, ersieht man aus dem Bericht über diejenigen Kulturversuche, die so vollständig durchgeführt worden sind, daß definitive Folgerungen aus denselben gezogen werden können, daß diese Mittel von heterogener Natur sind. Ein rein mechanisches Moment machte sich bei den Zweigen von *Quercus*, den Blättern von *Picea* und *Pinus* geltend, sowie vielleicht auch bei der Infloreszenzachse von *Digitalis*, wo sklerenchymatisch gebaute Zellen und im übrigen Elemente mit kräftiger Membranverdickung einen hemmenden Einfluß auf das Eindringen der Haustorien ausübten. Die große Bedeutung eines hohen Aziditätsgrades, welche besonders bei *Begonia* und *Oxalis* studiert worden ist, dürfte auf einen Einfluß der ausgeprägten Giftigkeit des Wasserstoffions zurückgeführt werden. Dem Milchsaft (*Euphorbia* und vielleicht auch *Papaver*), den Alkaloiden (*Datura*, wahrscheinlich auch *Hyoscyamus*) und im übrigen verschiedenen Substanzen mit giftigen Eigenschaften (*Tropaeolum*, *Cleome*) ist auf dieselbe Weise eine analoge prophylaktische Funktion zuzuschreiben. Ein Einfluß von ätherischen Ölen wurde speziell im

---

1) Daß *Cuscuta* gleich wie *Viscum album* eine ausgeprägte Wahlfähigkeit bezüglich der Aufnahme von den Nährstoffen der Wirtspflanze besitzt und also in einigen Beziehungen von ihrer Wirtspflanze unabhängig zu sein scheint, geht aus den Analysen hervor, die über die chemische Zusammensetzung — vor allem was den Wasser- und Aschengehalt betrifft — des Körpers des Schmarotzers und der Wirtspflanze gemacht worden sind. Diese Frage ist besonders von Knop, Zöbl und König näher untersucht (vgl. Czapek, II, S. 814 und Koch, S. 121).

Versuche mit *Elsholzia* gefunden, wo das Resultat mit den direkt angestellten Versuchen über die Giftwirkung ätherischer Ölexhalationen übereinstimmte.

Besondere Aufmerksamkeit verdient ein Punkt, auf welchen ich schon im Bericht über die *Papaver*-Versuche hingewiesen habe, nämlich die nicht geringfügige Bedeutung, die dem Alter und dem Vitalitätsgrade der *Cuscuta*-Individuen zukommt, wenn sie sich an ungeeignete Wirtspflanzen anpassen sollen. Für eine endgültige Behandlung der Frage nach der Wirkung der biologischen Schutzmittel sind demnach Beobachtungen an *Cuscuta*-Kulturen erforderlich, die aus völlig entwickelten und kräftig vegetierenden Mutterkulturen aufgezogen worden sind.

Ein anderer Punkt soll auch erwähnt werden. In den Mitteilungen über meine Versuche habe ich schon mehrmals auf die Tatsache hingewiesen, daß in den meisten Fällen, wo die Schädlichkeit der Wirtspflanze sich in so hohem Grade geltend machte, daß das Wachstum der *Cuscuta*-Sprosse total eingestellt wurde, doch hier Blütenbildung — meist durch akzessorische Sproßbildung — eintrat. Offenbar ist durch den pathologischen Zustand der *Cuscuta*-Pflanze eine stärkere reproduktive Tätigkeit auf Kosten der vegetativen ausgelöst worden. Biologisch gesehen bedeutet dieses Verhalten, daß *Cuscuta* mit Aufbieten ihrer letzten Kräfte Produktion von Samen zu erreichen sucht, um auf diese Weise die Art zu erhalten, wenn die Existenz des Individuums durch die schädliche Wirkung der Wirtspflanze aufs Spiel gesetzt wird.

Literatur.

Blomqvist, S. G: son, Ett bidrag till kännedomen om *Cuscuta europaeas* värdväxter. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 7, Stockholm 1913, p. 363.

Clautriau, G., Nature et signification des alcaloïdes végétaux. Annales publiées par la société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, Tome IX, 1900.

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. Jena 1905.

Detto, C., Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, Bd. 92, Marburg 1903, S. 177.

Errera, Maistriau et Clautriau, Premières recherches sur la localisation et signification des alcaloïdes dans les plantes. Journal de la société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles. 1887.

Gertz, O., (I) Fysiologiska undersökningar öfver slägtet *Cuscuta*. I. Botaniska Notiser för år 1910, Lund 1910, p. 65, 97.

Gertz, O., (II) Fysiologiska undersökningar öfver slägtet *Cuscuta*. II. Botaniska Notiser för år 1912, Lund 1912, p. 1, 49, 97.

— —, (III) *Cuscuta* såsom vattenväxt. Botaniska Notiser för år 1913, Lund 1913, p. 131.

Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpf-Gewächse. Dritter Teil: Die Uferflora. Jena 1911.

Heller, A., Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanzen. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, Bd. 93, Jahrgang 1904, Marburg 1904, S. 1.

Hildebrand, Fr., Einige weitere biologische Beobachtungen. 3. Über die Wirtspflanzen von *Cuscuta europaea* und *Cuscuta lupuliformis*. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, Bd. 24, Erste Abteilung, Dresden 1908, S. 91.

Koch, L., Die Klee- und Flachsseide *(Cuscuta Epithymum* und *C. Epilinum)*. Untersuchungen über deren Entwicklung, Verbreitung und Vertilgung. Heidelberg 1880.

Kraus, G., (I) Über die Wasserverteilung in der Pflanze. II. Der Zellsaft und seine Inhalte. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 15, Halle 1880.

— —, (II) Über Stoffwechsel bei den Crassulaceen. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. 16, Halle 1886, S. 393.

Mirande, M., Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées. Thèse. Paris 1900. — Publiziert in Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome XXXV, Sixième série, Paris 1900, p. 1.

Peirce, G. J., A Contribution to the Physiology of the Genus *Cuscuta*. Annals of Botany, Volume VIII, London 1894, p. 53.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. Zweite Auflage. Leipzig 1897—1904.

Rostrup, E., Plantepatologi. København 1902.

Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Zweite Auflage, Zweiter Teil. Berlin 1886.

Spisar, K., (I) Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta Gronovii* Willd. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 28, Berlin 1910, S. 329.

— —, (II) Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta Gronovii* Willd. Bulletin international de l'académie des sciences de Bohême, Tome XIV, Prague 1910.

Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin, Bd. 22, Neue Folge, XV. — Auch separat Jena 1888.

Wehmer, C., Zur Frage nach dem Fehlen oxalsaurer Salze in jungen Frühjahrsblättern wie bei einigen phanerogamen Parasiten. Die landwirtschaftlichen Versuchs-Stationen, Bd. 40, Berlin 1892, S. 109.

Wittrock, V. B., Om *Cuscuta europaea* L. och hennes värdväxter. Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 3, Stockholm 1909, S. 1.

Wydler, H. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Flora oder allgemeine botanische Zeitung, 43. Jahrgang, Regensburg 1860.

— —

Gesetzmäßigkeiten
im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse.

Von

Adolf Sperlich.

Mit 7 Textfiguren.

Nachdem v. Guttenberg sich in Leipzig und Graz mit der Frage des Zusammenwirkens von Geo- und Phototropismus in parallelotropen Organen beschäftigt und gezeigt hatte[1]), daß bei äußerst geringen Lichtintensitäten eine schließliche Kompensation in der tropistischen Wirkung von Schwerkraft und Licht derart eintritt, daß ein parallel und gegensinnig von den zwei Faktoren beeinflußtes Organ in der resultierenden Horizontalen geradlinig weiterwächst, wurde die Frage trotz der vielen ungelösten Probleme, die sich an die genannten Versuchsergebnisse knüpfen, nicht mehr experimentell in Angriff genommen. Oder vielleicht gerade wegen dieser Probleme. Denn bei Verfolgung der neueren und neuesten Arbeiten, die sich die Vertiefung unserer Einsicht in den Mechanismus der photo- und geotropischen Reizbewegungen zum Ziele setzen, gewinnt man den Eindruck, daß wir bisher allein im Reizmengengesetze, sofern es sich auf die erste sichtbare Ablenkung eines radiären Organs von der geraden Wachstumsrichtung bezieht, eine relativ gesicherte, wenig umstrittene Tatsache[2]) besitzen, während

---

1) v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, 1908. — Derselbe, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Jahrb. f. wiss. Bot, Bd. 47, 1910.

2) Doch machen sich auch Stimmen gegen die absolute Sicherheit von Schwellenbestimmungen und deren Verwendbarkeit zur Beurteilung der Empfindlichkeit geltend;

die Meinungen über alle Vorgänge vor und nach Überschreitung der Schwelle noch sehr des klärenden Ausgleiches bedürfen. Dies gilt in ganz besonderem Maße für die tropistische Wirkung des Lichtes, zu der sich bald mehr bald weniger offenbar eine tonische Wirkung gesellt, deren Gesetzmäßigkeiten und Beziehungen zum tropistischen Effekt noch nicht feststehen. Denn die Bemühungen der Forscher nach Pringsheim[1]), dem wir eine gewissermaßen immer noch befriedigende Theorie des phototropischen Verhaltens verdanken[2]), machten uns bloß mit der Tatsache bekannt, daß der Stimmungswechsel im motorischen Effekte viel häufiger und mannigfaltiger zum Ausdrucke gebracht werden kann, als es seit den Versuchen Oltmanns[3]) den Anschein hatte.

Von allen Bedenken möglichst frei, stellte ich mir vor einem Jahre die Frage: gibt es eine Lichtmenge, einer Massenwirkung von bestimmter Intensität und Dauer der Richtung nach parallel und gegensinnig angreifend, die jede Krümmungstätigkeit eines parallelotropen Organs verhindert. Wenn ja, wie muß ich die Lichtmenge bei Steigerung von Dauer oder Intensität der Massenwirkung, wie diese Faktoren bei Steigerung jener verändern, um immer wieder Kompensation zu erhalten. Mein Ziel war also die vollkommene Kompensation im motorischen Effekte zweier heterogener, parallel, gegensinnig und gleichzeitig wirkender Reize von bestimmter Intensität und Dauer und die Aufdeckung einer möglichen Gesetzmäßigkeit in deren wechselseitigen Beziehungen. Es sollten sich demnach meine Versuche von denen Guttenbergs und früherer Forscher[4]), die sich mit dem Probleme befaßt haben, fürs erste dadurch unterscheiden, daß ich nicht eine Gleichgewichts-

---

vgl. die Zusammenstellung bei Noack. Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, 1914, S. 5—7.

1) E. Pringsheim jun., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beitr. z. Biolog. der Pflanzen. Bd. 9, 1909. — Derselbe, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Ebenda. — Derselbe, Heliotropische Studien. Ebenda, Bd. 10, 1911. — Blaauw, Die Perzeption des Lichtes. Rec. des travaux bot. néerl., Bd. 5, 1909. — Arisz, On the connection between stimulus and effect in phototropic curvatures of seedlings of Avena sativa. Sitzungsber. der Amsterdamer Akademie, 1911. — O. L. Clark, Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, 1913. — Arisz, Positive and negative phototropy of the apex and base in oat-seedlings. Ref. in Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, 1914, S. 454.

2) Pringsheim, 1909, a. a. O., S. 453 ff.

3) Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, 1897.

4) Vgl. die Literaturangaben bei Guttenberg, 1908, a. a. O., S. 193 ff.

lage suchte, die sich erst nach einiger Krümmungstätigkeit einstellt, sondern von allem Anfange an jeden tropistischen Effekt ausgeschaltet haben wollte. Sie unterscheiden sich auch dadurch, daß auf Grund der neuen Erkenntnisse nicht nur die Intensität des Reizes, sondern auch die Reizdauer berücksichtigt ist.

Über die bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchung, die das in Frage gestellte Problem lange nicht restlos lösen, soll in den folgenden Zeilen berichtet werden; sie sind als bescheidener Beitrag für die Ehrung Pfeffers gedacht, dessen im Handbuche niedergelegte Gedanken wohl den Großteil der Forschung über die Reizerscheinungen im Pflanzenreiche angeregt und befruchtet haben.

Methode.

Soll es sich um das Studium der gemeinsamen Wirkung zweier bestimmter Faktoren handeln, so ist vor allem darauf zu achten, daß alle übrigen übersehbaren Faktoren möglichst konstant sind. Dies gilt, wie bekannt, für Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Alter und Beschaffenheit des Versuchsmaterials und in ganz besonderer Weise für die stoffliche Zusammensetzung der Atmosphäre. Spuren gasförmiger Verunreinigungen der Luft beeinflussen das geo- und phototropische Verhalten, wie uns O. Richter in einer Reihe von Arbeiten gezeigt hat[1]). Bezüglich des Phototropismus hat Richter erst jüngst gezeigt, daß die Reizschwelle in unreiner Luft bedeutend tiefer liegt als in reiner Luft[2]), so daß hier wohl von einer Erhöhung der Empfindlichkeit und nicht bloß von einer Änderung im verfolgbaren tropistischen Gesamtverhalten gesprochen werden darf. Es ist erinnerlich, daß v. Guttenbergs Angaben über die Unbeeinflußbarkeit des Heliotropismus durch Laboratoriumslicht[3]) Richter zu erneuten Untersuchungen über diese Frage veranlaßt haben.

Meine Versuche wurden im Dunkelzimmer des neuen Innsbrucker Institutes ausgeführt. Die Luft ist hier wie in allen angrenzenden Räumen vollkommen frei von Leuchtgasspuren[4]). Die

1) Diese sind in der letzten Veröffentlichung durchwegs berücksichtigt: O. Richter, Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1912, Bd. 121, Abt. I, S. 1225 und 1226.

2) A. a. O., S. 1208.

3) v. Guttenberg, 1910, a. a. O., S. 482 ff.

4) Über die Lage des Raumes und des ganzen Institutes vgl. Heinricher, Das neue botanische Institut der Universität Innsbruck, G. Fischer, Jena 1914.

Beheizung erfolgt durch Wasserdampf. Durch einen sehr kräftigen, elektrisch betriebenen Ventilator kann jederzeit ohne Lichtzutritt sowohl Luft aus dem Freien eingesogen als auch die Luft aus dem Raume entfernt werden. Die einzige Möglichkeit zu gasförmigen Verunreinigungen könnte der Anstrich der Möbel, Türen, Fenster und Heizkörper bieten. Das Dunkelzimmer stand jedoch vor der Benützung durch ein ganzes Jahr, Winter und Sommer — während des Winters in geheiztem Zustande — offen, so daß sich der Geruch, den frisch gestrichene Gegenstände aussenden, vollständig verloren hatte. In dieser Hinsicht dürften auch in einem Gewächshause mit seinen vielen gestrichenen Eisenbestandteilen kaum andere Verhältnisse anzutreffen sein. Die Temperatur ließ sich durch Regulation der Heizung zwischen $17^{1}/_{2}$ und $19^{1}/_{2}{}^{0}$ C erhalten, die Feuchtigkeit um $60\,^{0}/_{0}$. Zur Einhaltung dieses Feuchtigkeitsgrades wurde der ganze Boden des Raumes täglich je nach Bedarf mit einer Brause befeuchtet. Der aus Terrazzo hergestellte Boden verträgt dies ohne Schaden.

Gearbeitet wurde ausschließlich mit 0,8 bis 1,2 cm langen Koleoptilen von *Avena sativa*, über deren Verwendbarkeit jedes Wort überflüssig ist. Das Samenmaterial wurde auf einmal am Orte bezogen, nachdem eine Probe gezeigt hatte, daß bei Auswahl von Samen möglichst gleicher Größe die daraus erwachsenden Keimpflanzen sich in bezug auf Keimung, Wachstum und Krümmungsfähigkeit befriedigend und gut übereinstimmend verhielten.

Die Auslese des Versuchsmaterials war eine dreimalige. Zunächst wurden von den durchaus entspelzten Früchten, wie schon gesagt, nur möglichst gleiche gewählt. Die Früchte kamen sodann wurzelrecht in mit mäßig feuchtem Sägemehl gefüllte Keimschalen und erwuchsen hier in drei Tagen zu Keimlingen, deren Koleoptile beiläufig die Höhe der Frucht erreicht hatte. In diesem Zustande fand die zweite Auslese statt. Nur Keimlinge mit gleichmäßig und gerade gewachsener Koleoptile wurden weiter verwendet. Nach vorsichtiger Abspülung der Würzelchen wand ich um Frucht, Koleoptile und Wurzelansatz einen entsprechend breiten Wattestreifen, welcher zusammengerollt als Befestigung des Pflänzchens in der Öffnung des Kulturgefäßes diente. Aus Gründen, auf die gleich eingegangen werden wird, mußte jedes Pflänzchen sein eigenes Kulturgefäß haben. Die nebenstehende Fig. 1 *a* zeigt eines. Es ist aus einem 1 cm weiten Glasrohre hergestellt, 3 cm hoch, von $2^{1}/_{2}$ ccm Inhalt. Am zugeschmolzenen Ende trägt es ein 1 cm

langes Glasstäbchen, welches in eine entsprechende Bohrung eines Korkes (Fig. 1 *b*) gesteckt wird, womit das Röhrchen seinen Halt gewinnt. Gewöhnlich wurden für jeden Versuch 50 solche mit Brunnenwasser gefüllte Röhrchen beschickt. Sie staken in 1 cm hohen Korken, die auf Holzbrettchen festgemacht waren.

Die Fig. 1 *a* zeigt, bis zu welcher Größe die Koleoptile in weiteren 18—24 Stunden nach der Überpflanzung in das Röhrchen heranwuchs, und Vergleiche mit Sämlingen, die in Sägemehl belassen oder in Erde pikiert wurden, zeigten, daß das Wachstum in jedem Falle gleichen Schritt hielt. Im dargestellten Stadium, also 18—24 Stunden nach der Verpflanzung in die Röhrchen kamen die Keimlinge in Gebrauch und zwar höchstens für weitere 8 Stunden. Es zeigten übrigens die in den Röhrchen wachsenden Pflanzen auch in den nächstfolgenden Tagen keine Wachstumshemmung gegenüber den Keimlingen in anderem Substrate. Nach Erreichung einer Länge von 2 cm oder etwas später begannen alle mit recht ansehnlichen einfachen Nutationen und Zirkumnutationen, Erscheinungen, die nach den Erfahrungen Richters in reiner Luft stets eintreten. Das vorzeitige Auswachsen der Hypokotyle, das Noack nach seinen Erfahrungen als Folge ungenügender Feuchtigkeit betrachtet[1]), konnte bei Keimung und Kultur in nicht allzuhoher Temperatur (um 17° C) stets vermieden werden. Vor jedem Versuche fand die dritte Auslese statt, indem von den jeweiligen 50 Röhrchen meist nur 18 mit den gleichmäßigsten Pflänzchen in Verwendung kamen. Die Manipulation mit den Röhrchen ist eine sehr angenehme, es wird hierbei jede Berührung des Keimlings, dessen Kontaktempfindlichkeit erst jüngst wieder Wilschke gezeigt hat[2]), ausgeschaltet.

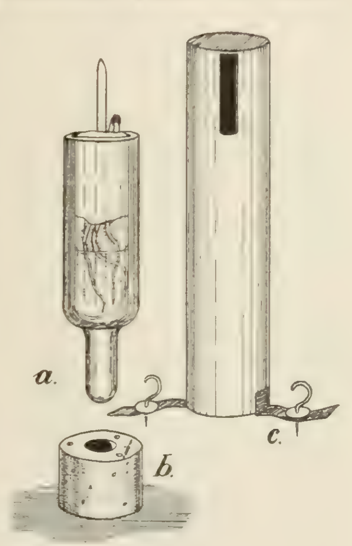


Fig. 1.

1) Noack, a. a. O., S. 16 und 17.

2) Wilschke, Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1913, Bd. 122, Ab. I, S. 101 ff.

Ich hatte gleich die Absicht, die Wirkung der Erdschwere durch den zentripetalen Trägheitswiderstand bei kreisförmiger Bewegung („Fliehkraft") zu ersetzen und hierbei Wirkungen von 7—20 g in Anwendung zu bringen. Es sollte hierdurch eine kürzere Reizdauer und ein rascheres Verstärken der Krümmung ermöglicht werden und so der Unterschied bei Einwirkung variierter antagonistischer Lichtimpulse besser hervortreten.

Als Zentrifuge benutzte ich einen Apparat, den ich in Innsbruck unter Zugrundelegung der Einrichtung der elektrisch betriebenen Klinostaten des Leipziger Institutes vom Mechaniker Karl Graß ausführen ließ. Unter Hinweis auf die Abbildung S. 511 in Bd. 50 dieser Jahrbücher möchte ich bemerken, daß sich die Klinostatenachse durch direkte Verbindung mit der Achse des Motors oder mit einer der ersten daran angeschlossenen, etwas verlangsamten Achsen leicht zu einer Zentrifugenachse umgestalten läßt, wenn nur das Lagergestell genügend fest und zitterfrei gebaut ist. Dem wurde bei der Konstruktion Rechnung getragen[1]). Auf das eine Ende der horizontalen Rotationsachse kam eine exakt zentrisch gebaute Scheibe, auf welcher in 6 Kreisen 36 gebohrte Korke festgemacht waren. In diese wurden die vorhin beschriebenen Gläschen mit den Keimlingen gesteckt. Die angeschmolzenen Glasstäbchen mußten freilich bei öfterer Versuchswiederholung wegen der Erweiterung der Korkbohrung nach Bedarf mit Watte umwickelt werden. Ich will gleich bemerken, daß diese Fixierung auch viel stärkeren Schleuderkräften, als sie bei meinen Versuchen in Anwendung kamen, tadellos standhält. Die Verteilung der Gläschen auf der Rotationsscheibe wird aus Fig. 2 bei *R* ersichtlich. Die gebohrten Korke sind zu je 6 in Entfernungen von 4, 6, 8, 10, 12 und 14 cm vom Mittelpunkte angebracht und zwar so, daß kein Gläschen ein anderes in radialer Richtung deckt.

Die Wirkung der zugeführten Reizmengen wurde stets bei langsamer Rotation um die horizontale Klinostatenachse verfolgt, wobei die Pflanzen dieser parallel orientiert waren. Um nun den Übergang von der schnellen zur langsamen Klinostatendrehung möglichst geschwind und ohne Verlagerung der Versuchspflanzen durchzuführen, stellte ich neben den als Zentrifuge dienenden Klino-

1) Eine genaue Beschreibung dieses in seiner mannigfaltigen Verwendbarkeit besonders für kleine Institute recht empfehlenswerten, vom genannten Mechaniker sehr exakt ausgeführten Apparates wird an anderer Stelle erfolgen.

staten einen zweiten ähnlichen, doch nicht so vielseitig verwendbaren Klinostaten (K in der Figur) auf, dessen langsam rotierendes großes Transmissionsrad T mit der Zentrifugenachse verbunden werden konnte. Die Aufeinanderfolge der Handgriffe war bei diesen Versuchen folgende: Einsetzen der Gläschen mit den Keimlingen auf die zunächst horizontal auf dem Tische liegende Scheibe, Anlassen des Motors M_1, Anstecken der Scheibe an die langsam rotierende Achse, Stoppen des Motors M_1 und gleichzeitige Lockerung des Riemens r_1. Anlassen des Motors M_2, wobei zu möglichst prompter Erzielung der gewünschten Rotationsgeschwindigkeit zu-

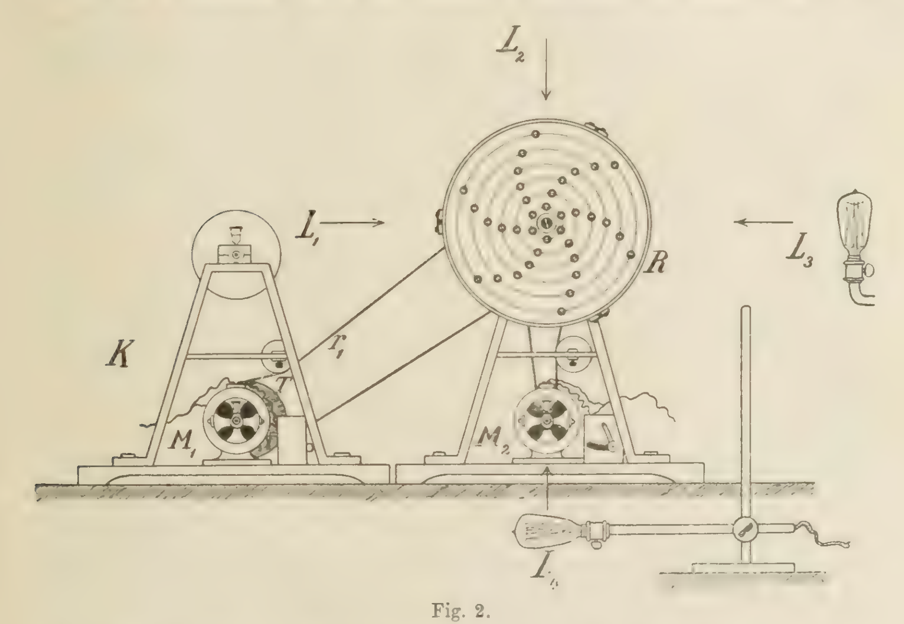


Fig. 2.

nächst mehr Strom durchgelassen wurde, Regulierung durch Einschaltung des entsprechenden Widerstandes, nach Ablauf der festgesetzten Reizdauer Stoppen des Motors M_2 und gleichzeitig starkes Bremsen der Achse, neuerliche Spannung des Riemens r_1 unter gleichzeitiger Einschaltung des Motors M_1 (Beginn der langsamen Drehung). Die Zeitmessung erfolgte mittels Stoppuhr, die stets gleichzeitig mit dem Anlassen von Motor M_2 in Gang gesetzt wurde. Den Übergang von rascher zu langsamer Drehung konnte ich nach einiger Übung in 5—10 Sekunden bewerkstelligen.

Geradeso wie die Massenwirkung für sich allein, mußten auch die Lichtmengen, die beim Zusammenarbeiten der beiden Reize in

Anwendung kamen, in ihrer spezifischen Wirkung auf das Versuchsobjekt geprüft werden. Hierzu wurden die Keimlinge in ihren Gläschen senkrecht zur horizontalen Achse des Klinostaten *K* orientiert und rotierten, während Licht von entsprechender Intensität und Dauer einseitig und rechtwinklig auf sie fiel. Die Korke zur Aufnahme der Gläschen waren bei diesen Versuchen in Reihen zu 6 auf dickeren Korkleisten befestigt, diese wiederum in gewöhnlichen Tongefäßen entsprechend eingegipst. Die Tongefäße kamen in bekannter Weise[1]) in die mit rechtwinklig gebogenem Halter ausgestatteten Klinostatenringe.

Für das gleichzeitige Zusammenwirken beider Reize war an folgende Versuchsanordnung zu denken: Einstecken der Gläschen nicht senkrecht auf die Rotationsscheibe, sondern unter einem bestimmten Winkel und zwar stets in der Ebene des Scheibenradius und rasche Drehung unter gleichzeitiger senkrechter Beleuchtung der Rotationsscheibe. Von dieser allerdings sehr einfachen Versuchsanordnung wurde jedoch zunächst deshalb abgesehen, weil hierbei sowohl die Massen- als auch die Lichteinwirkung nur unter Winkeln erfolgen konnte, für welche die entsprechenden Reizmomente jedes Agens wieder durch eigene Versuche hätten festgestellt werden müssen. Um bei der Verfolgung des Kompensationsproblems nicht neue Unbekannte zu den ohnedies reichlich vorhandenen hinzuzuführen, mußte eine Versuchsanordnung gefunden werden, die eine parallele, in bezug auf das Organ orthogonale und gegensinnige Reizrichtung ermöglichte. Dies wurde dadurch erreicht, daß jeder Keimling während der raschen Drehung auf der Zentrifuge in einer phototropischen Kammer stak, in welcher er von den rings um die Scheibe angeordneten Lampen (Fig. 2, L_1 L_2 L_3 L_4) einseitig und stets in der Richtung des Radius Licht empfing. Fig. 1c zeigt die Einrichtung dieser Kammern: ein 7 cm hohes und innen 15,25 mm weites, an einem Ende gut verschlossenes Röhrchen aus mattschwarzer Pappe, welches an einer Seite unter dem geschlossenen Ende einen 3 mm breiten und 25 mm langen Spalt für den Lichtzutritt trägt. Die Dimensionen des Pappröhrchens sind so gewählt, daß es gerade über das in der Korkbohrung steckende Gläschen und über den Kork selbst paßt und daß hierbei der untere Rand des Spaltes etwas über

1) Vgl. Sperlich, Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 50, 1912, S. 512.

den oberen Gläschenrand zu liegen kommt. Derart wird bei guter Zentrierung des Keimlings und senkrechtem Lichteinfall die ganze Koleoptile und nur diese von einseitigem, normal gerichtetem Lichte getroffen. Um eine Lockerung und Verlagerung des dunklen Röhrchens während der raschen Drehung zu verhindern, sind am unteren offenen Rande zwei feste Laschen angebracht, durch die mit kleinen Haken versehene Reißnägel gesteckt werden können. Diese befestigen das Röhrchen an der Korkplatte, mit der die ganze Rotationsscheibe gleichmäßig bedeckt ist. Die beschriebene Versuchsanordnung erklärt auch die Wahl der Glasröhrchen als Kulturgefäße, was zunächst dem Fernstehenden gewiß befremdlich erscheint.

Bei den Versuchen mit antagonistischer Reizung durch Licht und Masse vermehrten sich die vorhin aufgezählten Handgriffe um folgendes: 1. Nach Befestigung der Gläschen mit den wohlzentrierten Keimlingen auf der horizontal auf dem Tische liegenden Scheibe wurden die Pappröhrchen darübergestülpt und nach Bedarf mit Nägeln befestigt. Es wurde genau darauf geachtet, daß der Spalt jeweilig in die Richtung des Radius fiel, der Keimling demnach bei der folgenden Rotation ausschließlich in radialer Richtung voll beleuchtet wurde. 2. Gleich nach Ablauf der schnellen Drehung erfolgte vorsichtig und rasch die Entfernung der Pappröhrchen, um die Beobachtung der Reaktion zu ermöglichen. Dies Abheben geschah während der langsamen Klinostatendrehung und war nach einiger Übung in 5 Minuten zu bewältigen. Um ein gegenseitiges Anstoßen und Verschieben der Dunkelröhrchen beim Arbeiten zu verhindern, kamen bei den Versuchen mit zweifacher Reizung nicht alle 36 Plätze der Scheibe in Verwendung, sondern nur 18, wobei bald die Radien 4, 8 und 12 cm, bald die Radien 6, 10 und 14 cm benutzt wurden. Zu diesen Versuchen mußte eine Hilfsperson zugezogen werden, die auf ein gegebenes Kommando das Licht ein- und ausschaltete. Es ist leicht einzusehen, daß in jedem Versuche d r e i verschiedene Verhältnisse zwischen Licht- und Massenreiz hergestellt waren, indem die mit verschiedenem Radius kreisenden Keimlinge infolge der abweichenden Entfernung von den Lichtquellen auch von verschiedener Lichtintensität getroffen wurden. Daß diese Einrichtung die Auffindung eines Kompensationspunktes wesentlich erleichtern mußte, ist klar.

Es erübrigt noch, mit ein paar Worten auf die Beleuchtungsweise und -dauer bei der raschen Drehung einzugehen. Aus einer

Konstruktion, unter Zugrundelegung der gegebenen Verhältnisse in entsprechend vergrößertem Maßstabe ausgeführt, geht hervor, daß durch die Pappröhrchen kein von einer Lampe in bestimmter Entfernung direkt auf den Keimling fallendes Licht abgehalten wird. Es empfängt somit der Keimling im Röhrchen, solange die relative Stellung des Röhrchens zur Lichtquelle die Belichtung überhaupt zuläßt, dasselbe Licht wie ein in gleicher Entfernung in Ruhe und frei belichteter Keimling. Eine weitere Frage ist die nach der Dauer eines Lichtblitzes, nach der Dauer der Dunkelperioden zwischen zwei Belichtungen und schließlich die, ob es zulässig ist, die Lichtmengen, welche intermittierend auf den Keimling fallen, gleichwertig zu halten mit der Lichtmenge einer entsprechend kürzeren Dauerbelichtung. Nach Nathansohn-Pringsheim gilt das Talbotsche Gesetz bei Pflanzen innerhalb sehr weiter Grenzen und scheint besonders für kurze, rasch aufeinanderfolgende Perioden, um die es sich bei unseren Versuchen handelt, unbegrenzte Gültigkeit zu haben[1]. Trotzdem wollte ich besonders in Berücksichtigung der nicht ganz unberechtigten Zweifel an der allgemeinen Gültigkeit des Reizmengengesetzes bei Belichtung über die Schwelle hinaus einen exakten Beweis für den vorliegenden Fall in Händen haben. An eine Verwendung dauernder Belichtung, die ja durch entsprechend befestigte mitrotierende Lampen hergestellt werden könnte, war infolge der Umständlichkeit und Kostspieligkeit einer entsprechenden Apparatur nicht zu denken. Wohl aber konnte geprüft werden, ob die Reduktion der Lampen auf die Hälfte (also auf zwei diametral gegenüberstehende) oder auf ein Viertel (also auf eine einzige) eine Verdoppelung, bezw. Vervierfachung der ganzen Belichtungszeit zur Erreichung des mit allen vier Lampen und einer bestimmten Gesamtbelichtungszeit erzielten Effektes bedinge. Dieser Effekt sollte bei meinen Versuchen die Sistierung jeder Krümmung, also vollständige Kompensation von Licht- und Massenwirkung sein. Wie ich vorwegnehmen möchte, entschieden die Versuche, von denen im späteren noch gesprochen werden wird, für die Richtigkeit der angegebenen Gleichung innerhalb der verwendeten Lichtmengen. Ich nahm daher keinen Anstand, die Belichtungsdauer stets so anzugeben, als handelte es sich um

---

1) Nathansohn und E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 45, 1908, S. 157.

Dauerbelichtung, wobei ich für die betreffenden Zeitangaben von der Zeit, da die Lampen tatsächlich brannten, nur die Summe der Lichtblitze in Rechnung zog.

Die Dauer eines Lichtblitzes und damit auch der darauf folgenden Dunkelperiode läßt sich auf Grund folgender Überlegung mit annähernder Genauigkeit berechnen. Wir denken uns die Koleoptile im Mittelpunkte O des Kreises, Fig. 3, der den Querschnitt durch das Pappröhrchen darstellt. Der Keimling wird auf bogenförmiger Bahn an den Lichtquellen vorbeigeführt. Der Einfachheit halber werde die Lichtquelle L in der Richtung des Pfeiles um den fixen Keimling geführt, was auf dasselbe hinauskommt. Es fällt nun auf diesen solange Licht, als die Lichtquelle Zeit

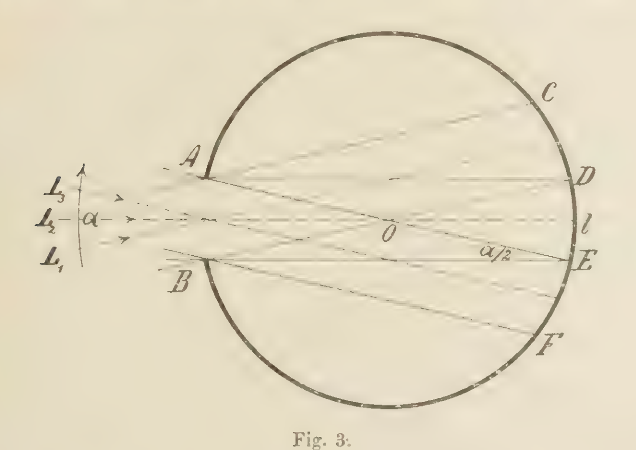


Fig. 3.

benötigt, um von L_1 über L_2 nach L_3 zu gelangen. Das bei entsprechender Entfernung der Lichtquelle nahezu parallel begrenzte Lichtbündel $ABCD$ tangiert nämlich, wie in der Figur ersichtlich, wenn sich die Lichtquelle in L_1 befindet, zum erstenmal den Keimling, dieser taucht nun in das Licht und verläßt es, wenn die Lichtquelle über L_2 nach L_3 gelangt ist [1]). Die Belichtung dauert somit während des Weges, der durch den Winkel α bestimmt wird. Dieser Winkel läßt sich nun, wie unter dem Striche [2]) ausgeführt

1) Die an das Feld größter Helligkeit angrenzenden Halbschattenpartien können unberücksichtigt bleiben, da sie für die Dimensionen des Spaltes und für die relative Entfernung der Lichtquelle und des Gegenstandes vom Spalte außerordentlich schmal sind.

2) $\sin \frac{\alpha}{2} = \frac{\text{Spaltbreite}}{\text{Durchmesser}} = \frac{3,3}{15,25}; \ \frac{\alpha}{2} = 12^0\,29'\,50''; \ \alpha = 25^0.$

ist, leicht berechnen; er beträgt für die Dimensionen unserer Papp-röhrchen 25°, das ist 360° : 14,4. Währt eine volle Umdrehung eine Zeit τ, so dauert ein Lichtblitz demnach $\tau : 14{,}4$. Daraus läßt sich, wie unter dem Striche ausgeführt ist[1], bei 4 gleichzeitig leuchtenden Lichtern aus der Brenndauer t die eigentliche Belichtungszeit nach t : 3,8 finden, wobei die Umdrehungsgeschwindigkeit nicht in Betracht kommt. Es ist somit die Zeit, während welcher die Koleoptile wirklich Licht empfängt, wenn sie an vier gleich weit voneinander abstehenden Lampen im Kreise vorbeigeführt wird, beiläufig der vierte Teil der Brennzeit dieser vier Lampen. Da sich bei der Rotation das ganze System konzentrisch verlagert, hat auch der Abstand des Keimlings vom Drehungsmittelpunkt auf die Dauer der tatsächlichen Belichtung keinen Einfluß.

Es ist nun allerdings zu bedenken, daß die Koleoptile während des Lichtblitzes τ nicht durchaus gleichgerichtetes Licht empfängt — nur in der Stellung L_2 fällt das Licht genau in der Richtung des Rotationsradius auf — doch ist bei der raschen Bewegung die Aufeinanderfolge der Stellungen L_1, L_2, L_3 eine so plötzliche, daß wir füglich annehmen können, daß alle Richtungen in ihrer Wirkung eine Resultierende L_2l ergeben, wie das erst jüngst Wiesner für die auf ein radiär parallelotropes Organ auffallenden Nebenstrahlen eines Lichtpunktes auseinandergesetzt hat[2].

Alle Handgriffe mit dem Versuchsmaterial mit Ausnahme des Einsetzens der Früchte ins Keimbett erfolgten im Dunkeln unter Anwendung einer Rubinglasbirne, deren dunkles Rot als völlig einwandfrei gelten dürfte. Sie war an einer einfachen, handlichen Lampe mit langer Schnur angebracht, wodurch die Bestreichung des ganzen Dunkelzimmers ermöglicht wurde. Die jeweilige Einstellung der Glühbirnen (Metallfaden, Tungsram, 32 HK) für die Belichtung und die Aufstellung der Apparate erfolgte mit Wasser-

---

1) Tourenzahl in der Sekunde = n; Dauer einer Umdrehung = $\frac{1}{n}$ Sek.; Dauer eines Lichtblitzes = $\frac{1}{14{,}4\,n}$ Sek.; Dauer der Belichtung während einer ganzen Umdrehung (vier Lichtblitze) = $\frac{1}{3{,}8\,n}$ Sek. — In t Sek. erfolgen tn Umdrehungen, daher empfängt die Pflanze während t Sek. oder tn Umdrehungen durch $tn \times \frac{1}{3{,}8\,n} = \frac{t}{3{,}8}$ Sek. Licht.

2) v. Wiesner, Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleiche zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 121, Abt. I, 1912, S. 317—320.

wage und Senkel. Besondere Aufmerksamkeit mußte der Zentrifuge geschenkt werden, deren Geschwindigkeit abgesehen von Stromschwankungen in hohem Maße von der Spannung der Transmissionsschnüre, von der Schmierung der Lager und schließlich vom Reinlichkeitszustande des Motors abhängt. Vor jedem Versuche wurden daher an den genannten Faktoren solange Veränderungen vorgenommen, bis der Tourenzähler die gewünschte Rotationsgeschwindigkeit ergab. Wo immer es anging, wurde die Tourenzahl auch während des Versuches gemessen. Stromschwankungen, wie sie bei direkt an ein weitausgebreitetes Stromnetz angeschlossenen Apparaten leider stets und überall auftreten, machten eine große Anzahl von Versuchen unbrauchbar, weil aus der Inkonstanz des Motorganges auf Inkonstanz der Lichtstärke geschlossen werden mußte.

Die Verfolgung der Koleoptilenbewegung geschah zu Beginn des Versuches alle 5 Minuten, im weiteren Verlaufe viertelstündig. Zur Protokollierung bediente ich mich ähnlicher Zeichen wie Pringsheim[1]). Die Versuche mit antagonistischer Reizung, die den Hauptteil der Arbeit bilden, wurden größtenteils durch Kurven graphisch dargestellt, wobei die Bewegung jedes einzelnen Keimlings in einer eigenen Kurve zum Ausdruck kam. Jede Bewegung im Sinne des negativen Geotropismus (zentripetale Krümmung) wurde ihrer Größe entsprechend von der Abszisse nach aufwärts, jede Bewegung im Sinne des positiven Phototropismus (zentrifugale Krümmung) in entgegengesetzter Richtung eingetragen. Von Kompensation wurde dann gesprochen, wenn bei drei unter gleichen Bedingungen durchgeführten Versuchen jedesmal mindestens 4 von den 6 gleichmäßig gereizten Pflanzen[2]) gerade oder annähernd gerade blieben. Da es sich bei der Kompensation um einen Grenzfall handelt, dem sich das Versuchsobjekt bei Reduktion der zwei entgegengesetzt gerichteten Krümmungsbestrebungen nähert, so konnten schwache Abweichungen von der Geraden, wie sie sich z. B. durch eintretende Asymmetrie der Spitze offenbaren, unberücksichtigt bleiben. Leider gestattet der Raum die Wiedergabe der vielen Kurven auch stark verkleinert nur in beschränkter Zahl.

---

1) Vgl. beispielsweise Pringsheim, 1909, a. a. O., S. 276 u. 277.

2) Vgl. die Angabe über die Versuchsanordnung auf S. 160.

Über die Reaktionsweise von *Avena* auf gesonderte Massen- und Lichtimpulse von Intensität und Dauer, wie sie in der Folge gegeneinander in Aktion treten sollten.

Über diese Versuche kann ich mich kurz fassen, da sie nicht in so großer Zahl ausgeführt wurden, um in den bekannten Fragen, die heute zur Diskussion stehen, entscheidend eingreifen zu können. Dies lag auch gar nicht im Plane der Arbeit. Mir handelte es sich darum, beiläufig festzustellen, wann auf eine bestimmte Induktion und bei folgender Ausschaltung jedes richtenden Reizes die erste Reaktion zu erwarten ist, wann sie das Maximum erreicht, wann und wie sie zurückgeht. Ich sah bald ein, daß eine allzugroße Variation in der Intensität und Dauer der einzelnen Reize mit Rücksicht auf die Länge und die notwendigen Wiederholungen jedes Versuches ausgeschlossen sei, wollte man überhaupt noch im Laufe des Jahres an die Inangriffnahme des eigentlichen Problems schreiten. Ich beschränkte mich daher auf die Verfolgung der Wirkung einer Rotation von 425—440 Touren in der Minute, die mit sechs verschiedenen Radien gleichzeitig erfolgend eine ganz annehmbare Variation der Intensität bot. Die Induktion dauerte 1/4, 1/2, 1 Minute, dann von Minute zu Minute ansteigend bis zu 10 Minuten. Über die Intensität der Fliehkräfte, die bei den Versuchen zur Wirkung kamen, orientiert folgende Tabelle:

Tourenzahl in der Minute	r = 4 cm	r = 6 cm	r = 8 cm	r = 10 cm	r = 12 cm	r = 14 cm
425	8,07 g	12,11 g	16,15 g	20,19 g	24,23 g	28,27 g
428	8,19 „	12,29 „	16,38 „	20,48 „	24,57 „	28,67 „
429	8,23 „	12,35 „	16,46 „	20,57 „	24,69 „	28,80 „
430	8,27 „	12,40 „	16,54 „	20,67 „	24,80 „	28,94 „
436	8,50 „	12,75 „	16,99 „	21,25 „	25,50 „	29,75 „
440	8,66 „	12,99 „	17,31 „	21,64 „	25,97 „	30,30 „

Bei einer Präsentationszeit von 15 Sekunden fand sich für das Mittel der Keimlinge die Schwelle bei einer Einwirkung von 20,19—21,64 g (r = 10 cm); Intensität × Zeit beträgt somit 302,85—324,60, Zahlen, die mit den Ergebnissen von Rutten-Pekelharing[1]) recht gut übereinstimmen. Bei einer Reizdauer

1) Rutten-Pekelharing, Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. des traveaux bot. néerl., Bd. 7, 1910.

von 30 Sekunden hätte nach dem bekannten Produktgesetze die Schwelle für Keimlinge erreicht sein müssen, die mit r = 5 cm rotierten. Dieser Abstand war auf unserer Scheibe nicht vorgesehen, doch ließen die Zahlen der gekrümmten Koleoptilen mit r = 4 und 6 cm auf ein entsprechendes Zutreffen schließen. Bei einer Reizdauer von 1 Minute krümmten sich sämtliche Keimlinge, auch die mit dem kleinsten Radius rotierenden, ohne Ausnahme, so daß die Schwelle für alle Intensitäten als überschritten gelten durfte.

Die Reaktionszeit schwankte bei allen Versuchen um 30 Minuten. Eine Verkürzung zeigte sich nie. Die Unabhängigkeit der Reaktionszeit von der Intensität des Reizes bei Größen über g, die schon Bach[1]), dann Pekelharing[2]) gezeigt hat, und die sich mit fortschreitender Intensitätszunahme auch nach der Tröndleschen Theorie[3]) im Experimente ergeben muß, ließ sich bei meinen Versuchen mit den 6 gleichzeitig und mit verschiedener Intensität wirkenden Impulsen sehr schön demonstrieren. Regellos setzte die Krümmung bald bei den innersten, bald bei den äußersten Keimlingen, bald irgendwo in der Mitte ein, worauf verhältnismäßig rasch die Erscheinung allgemein wurde. Nach Krümmungsbeginn machte sich hingegen der Unterschied im empfangenen Impulse sehr bemerkbar, besonders auffallend bei Reizungen von kürzerer Dauer, etwa bis zu 4 Minuten. Mit der Zunahme des Impulses und zwar sowohl durch Vergrößerung der Reizintensität bei gleicher Dauer als auch durch Verlängerung der Reizdauer bei gleich bleibenden Intensitäten, konnte bis zu einem gewissen Grade eine Beschleunigung in der Fortführung der Krümmung, eine stärkere maximale Krümmung und ein längeres Verweilen im gekrümmten Zustande festgestellt werden. Auf eine genaue Festsetzung der Abhängigkeit dieser Reaktionsgrößen von Reizintensität und -dauer mußte ich verzichten. Für meine Zwecke genügte es, gesehen zu haben, daß durch Verstärkung des Reizes und durch Verlängerung seiner Einwirkung auf jeden Fall innerhalb

---

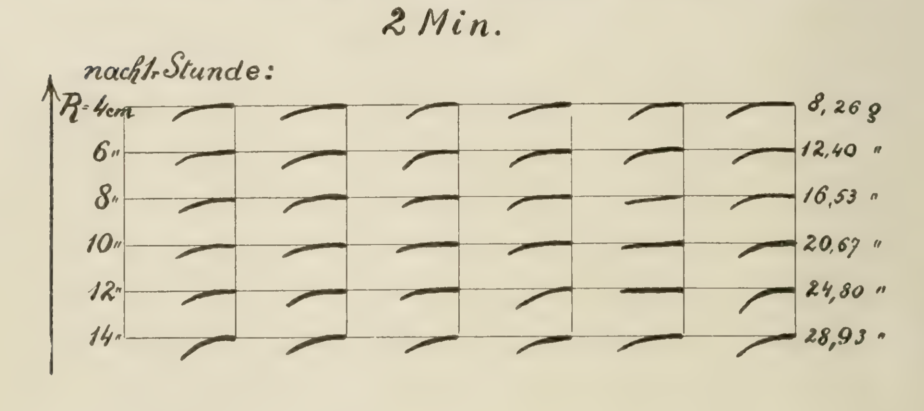
1) Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 1907, S. 83, Tab. 32.

2) Pekelharing, a. a. O. oder Utrechter Dissertation 1909, S. 55, Tab. XVII.

3) Tröndle, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, 1910, S. 225. — Fitting, Tropismen, Handwörterb. der Naturw., VIII. Fischer-Jena, 1913, S. 251. — Tröndle, Über die geotropische Reaktionszeit. (Vorl. Mitteilung.) Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 31, 1913, S. 413.

der geprüften Grenzen eine Vergrößerung des motorischen Effektes zu erzielen ist.

Die Reaktion nahm nach Ablauf der Reaktionszeit (erste Halbstunde) etwa folgenden Gang: In der zweiten halben Stunde verstärkte sich die Krümmung zunächst ziemlich rasch, dann in der dritten halben Stunde etwas langsamer; beiläufig in $1^{1}/_{2}$ Stunden nach Versuchsbeginn war das Krümmungsmaximum erreicht. Nun blieb



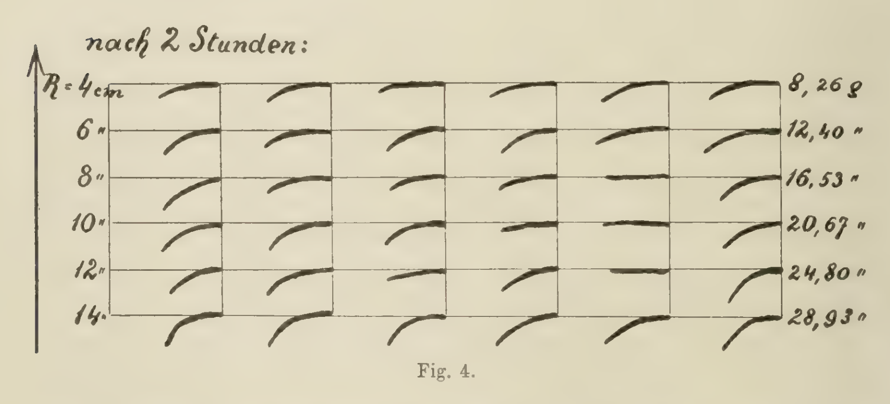


Fig. 4.

der Zustand längstens eine weitere halbe Stunde mehr oder weniger stationär, und nach Ablauf von 2 Stunden, bei schwächerer Reizung auch viel früher, setzten die Keimlinge stets mit lebhafter Zirkumnutationsbewegung ein. Ein Ausgleich der Krümmung erfolgte innerhalb der Beobachtungszeit nur bei schwächerer Reizung und dementsprechend schwacher Krümmung, bei der Mehrzahl der Versuche konnte selbst nach 8 Stunden wohl eine Veränderung der Keimlingskonturen, niemals jedoch ein recht ansehnlicher Aus-

gleich in der Krümmung nachgewiesen werden[1]). Eine Vorstellung vom Krümmungszustand der Keimlinge eine und zwei Stunden nach einer Exposition von 2 Minuten gibt Fig. 4. Die Darstellung erfolgte auf Grund von Schattenbildern, die bei rotem Licht direkt auf der langsam rotierenden Scheibe abgenommen wurden. Nach länger andauernden Reizen denke man sich die Keimlinge der kleineren Radien in einem Krümmungszustande, wie ihn in der Figur die Keimlinge mit größerem Rotationsradius zeigen, diese selbst aber etwa zu einem Viertel des Kreises gekrümmt. Eine stärkere Einkrümmung kam nicht zur Beobachtung.

Nicht so klar und eindeutig waren die Resultate, die mit den phototropischen Versuchen erzielt wurden. Es ist daher auch unmöglich, hier auf Fragen abschließend zu antworten, wie sie durch die Versuche Clarks[2]) und neuerdings wieder durch die Arisz'[3]) angeschnitten wurden. Eines jedoch will ich bemerken: der motorische Effekt scheint mir in seinem Gesamtverhalten von der Menge des zugeführten Lichtes viel weitergehend abhängig, als es sich aus den Ergebnissen der bisherigen Forschung ergibt. Da meine Versuche mir ein sicheres Urteil weder über die Abhängigkeit der Reaktionszeit noch über die Pendulationsvorgänge gestatten, die häufig vor dem Auftreten der endgültig im eingeschlagenen Sinne verharrenden Krümmung zur Beobachtung gelangen, möchte ich mich darauf beschränken, über den Grad und die Dauer der endgültigen Krümmung etwas zu sagen.

Verlängert man in aufeinanderfolgenden Versuchen die Expositionszeit bei was immer für einer Lichtintensität, so wird in der Reaktion je nach dem gewählten Ausgangspunkte entweder ein

1) Weiter wurde der Vorgang nicht verfolgt. Über die Abhängigkeit der Ausgleichsbewegung von dem erreichten Krümmungsgrade vgl. auch Simon, Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzel; Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, 1912, S. 106 ff. Zum Studium autotropischer Ausgleichsbewegungen scheinen die *Avena*-Koleoptilen wegen der starken, im Dunkeln auftretenden Zirkumnutationen nicht sehr brauchbar. Auch das Baranetzkysche Phänomen der Gegenkrümmung (Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen; Flora, Ergbd. 89, 1901), um dessen nähere Ergründung sich erst jüngst Harder vergeblich bemüht hat (Harder, Über den autotropischen Ausgleich mechanisch aufgezwungener Krümmungen des Sprosses; Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 32, 1914, S. 197), wurde mir durch entsprechende Drehung der ursprünglichen Krümmungsebene öfter vorgetäuscht.

2) Clark, 1913, a. a. O.

3) Arisz, 1914, a. a. O.

Fallen bis zur schließlichen motorischen Indifferenz oder ein Steigen bis zum motorischen Maximaleffekte offenbar. Fallen und Steigen ergeben sich aus dem Grade der erzielten Krümmung, aus der Zahl der gekrümmten Individuen einer Versuchsserie und schließlich, worauf noch niemals hingewiesen wurde, aus der Dauer des krümmenden Wachstums. Während gewisse Lichtmengen im Dunkeln eine nachträgliche Krümmung erzielen, auf welche schon nach 2—3 Stunden Zirkumnutationen und Ausgleichsbewegungen folgen, beeinflussen andere Lichtmengen die Koleoptile derart, daß sie noch nach 8—12 Stunden streng in der eingeschlagenen Richtung, die Krümmung verstärkend, weiterwächst. Wir können also durch Variation der Lichtmenge ähnliche Verschiedenheiten im motorischen Effekte erzielen, wie sie O. Richter bei ein und derselben Lichtinduktion durch reine und unreine Luft hervorrufen konnte[1]. Diese beiden Tatsachen zusammengenommen sind nebenbei ein Beweis für die Verschiebung der phototropischen Struktur durch Narkotika.

Der motorische Effekt pendelt also, wenn wir zunächst von der Umschaltung des Krümmungssinnes absehen, bei Steigerung der Lichtzufuhr um zwei Punkte: die motorische Indifferenz und das Krümmungsoptimum. Dazu kommt für gewisse Lichtmengen noch die Umschaltung des Krümmungssinnes. Dies Variieren des motorischen Effektes ist im Prinzipe seit Oltmanns' und ganz besonders seit Pringsheims Untersuchungen wohlbekannt. Blaauw trachtete für das Eintreten der Indifferenz und der negativen Reaktion schließlich für das erneute positive Krümmungsbestreben die Gültigkeit des Reizmengengesetzes zu erweisen, Clark entdeckte auch bei geringen Lichtintensitäten und kleinen Lichtmengen negativ phototropische Reaktionen, Arisz, wenn ich recht verstehe, ein Zunehmen und dann wieder Abnehmen des Krümmungsgrades bei Steigerung der Reizmenge bis zu 100 MKS, aus meinen Versuchen endlich, die bloß der Orientierung dienten, scheint hervorzugehen, daß fortschreitende Lichtmengen schon vor Erreichung der von Blaauw und innerhalb der von Clark angegebenen MKS eine mehrmalige wellenförmige Zu- und Abnahme im motorischen Effekte bedingen. Alle diese Tatsachen bringen uns in der Erklärung des Phänomens nicht weiter, als Pringsheim auf Grund seiner Versuche gelangt ist. Ihm ist der schließliche

1) O. Richter, 1912, a. a. O., S. 1203, Taf.-Fig. 8 u. 9.

Effekt bekanntlich die Resultierende aus der tropistischen Erregung und der Stimmung, welche durch das Licht an sich verändert wird. Es ist hier nicht der Platz, auf die Pringsheimsche Theorie im einzelnen und ihre Anwendbarkeit für alle gefundenen Tatsachen näher einzugehen, es sei nur bemerkt, daß eine Vertiefung unserer Einsicht vielleicht von Versuchen zu erhoffen wäre, welche uns exakt zeigten, wieviel sich des einseitig wirkenden Lichtes durch allseitiges Licht zur Erzielung bestimmter, scharf faßbarer motorischer Effekte ersetzen läßt. Was bis heute an entsprechenden Versuchen vorliegt, ist nicht ausreichend und birgt zudem in den Resultaten noch ungeklärte Widersprüche [1].

Für unsere folgenden Kompensationsversuche war es wichtig, gesehen zu haben, daß, im Gegensatze zu dem stetig zunehmenden Effekte bei Steigerung der Massenwirkung, das Licht bei Steigerung seiner Menge, sei es durch Erhöhung der Intensität, sei es durch Verlängerung seiner Wirkung, einen wellenförmigen Wechsel des motorischen Effektes bedingt [2]. Wenn wir von schwachen Schwingungen absehen, auf die schon vorhin aufmerksam gemacht wurde, und deren exakte Verfolgung sich gewiß lohnte, so kann der Zeitpunkt für den Eintritt der endlich bleibenden Krümmung für die verwendeten Lichtmengen [3] mit 30—60 Minuten angegeben werden. Eine Verstärkung der Krümmung bis zu einem Grade, wie er durch Massenwirkung erzielt wurde, konnte, wenn überhaupt, erst nach Ablauf von 2 Stunden oder noch viel später erreicht werden, oft zu einer Zeit, da der durch die Massenwirkung geschaffene Zustand offenbar schon im Ausklingen begriffen oder schon ganz ausgeklungen war.

Mit Rücksicht auf diese Ergebnisse war eine Möglichkeit der Kompensation ausgeschlossen: die Kompensation während

---

1) Clark, a. a. O., S. 750. Meines Erachtens ist die Äußerung des Verfassers, durch seine Versuche Pringsheims Theorie den Boden entzogen zu haben, zu weitgehend und solange verfrüht, als die Differenzen im Ausfalle der Pringsheimschen und seiner Versuche über Verlängerung bezw. Verkürzung der Präsentationszeit nicht geklärt sind.

2) Nach den Untersuchungen von M. M. Riß (Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln; Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 53, 1914) konnte in der Tat ein tonischer Einfluß diffuser Schwerewirkung für Intensitäten von 0,6—20 g nicht gefunden werden.

3) Es wurde die Mehrzahl der Lichtmengen geprüft, die sich bei den folgenden Versuchen angegeben finden, allerdings nicht intermittierend; vgl. übrigens die Bemerkung hierzu auf S. 164.

der von den beiden antagonistischen Impulsen veranlaßten Bewegung.

Die Versuche mit antagonistischen Licht- und Massenimpulsen.

I. Auf der Suche nach kompensierenden Reizmengen.

Die ersten Versuche mit antagonistischer Einwirkung der bezeichneten Reize in verschiedener Menge boten mehr oder weniger stets das gleiche Ergebnis: nach beiläufig einer halben Stunde Eintritt der zentripetalen Krümmung im Sinne des negativen Geotropismus, hierauf zunehmende Verstärkung dieser Krümmung, dann zwischen dreiviertel und einer Stunde Einsetzen der zentrifugalen Krümmungsbewegung im Sinne des positiven Phototropismus zunächst an der Spitze; auch diese Krümmung verstärkt sich, die Koleoptilen nehmen S-Form an und verbleiben entweder in dieser Lage oder erscheinen schließlich rein positiv phototropisch gekrümmt. Die soeben beschriebene Reaktion entspricht dem im vorhergehenden Abschnitte über den Verlauf der Einzelreaktionen Mitgeteilten vollkommen. Von kleinen, nicht scharf kontrollierbaren Schwankungen abgesehen, laufen die beiden Reizprozesse ohne jede wechselseitige Störung so ab, als handelte es sich um zwei voneinander völlig unabhängige Mechanismen: vorerst tritt der geotropische Effekt ein, dann der phototropische. Den rascheren Verlauf des geotropischen Prozesses bis zum Erregungsmaximum hat bekanntlich schon Guttenberg aus seinen Erfahrungen erschlossen[1]).

Die Hoffnung, zum Ziele zu gelangen, war auf Grund dieser ersten Versuche ziemlich gesunken, erst ein zufälliges Ergebnis gab neuen Ansporn. Als sich Impulse von 8,2, 16,5 und 24,8 g und Lichtintensitäten von 380,5, 512 und 725,6 MK durch 60 Sekunden, bezw. 15,79 Sekunden[2]) gegenüberstanden, blieb bei den Keimlingen im innersten Kreise und zum Teil im mittleren Kreise die geotropische Reaktion völlig aus, und nach einer Stunde setzte die phototropische Reaktion, sich in der Folge verstärkend, ein. Durch diesen mit gleichem Erfolge wiederholten Versuch war bewiesen, daß eine wechselseitige Einflußnahme der Prozesse erzielbar ist, freilich zunächst nur im Sinne der Unterdrückung des geotropischen Effektes. Ich schritt nun bei gleicher

---

1) v. Guttenberg, 1908, a. a. O., S. 213.

2) Diese Zahl ergibt sich unserer Versuchsmethodik entsprechend aus 60 Sek. : 3,8; siehe die Erläuterung auf S. 166.

Massenwirkung und Reizdauer zu Veränderungen der Lichtintensität nach oben und nach unten und erreichte für die Keimlinge im innersten und mittleren Kreise tatsächlich reine Kompensation. Die Impulse, durch welche zum erstenmale die Unterdrückung jeder tropistischen Bewegung gelang, sind 8,2 und 16,5 g durch 60 Sekunden gegen 307,0 bezw. 400 MK durch 15,79 Sekunden.

Es galt nun weitere Kompensationspunkte zu suchen. Die nächstliegende Frage war die nach dem Verhalten der Pflanzen bei Verdoppelung der Dauer beider Reize: der Erfolg dieser Versuche war negativ. Weiter wurde daran gedacht, bei gleich bleibender Intensität von Licht und Massenwirkung und bei 2 Minuten währender Rotation die kompensierende Belichtungsdauer zu suchen. Sie wurde nach mehrmaligem Herumprobieren schließlich gefunden. Das Resultat kam allerdings unerwartet: bei Verdoppelung der Rotationszeit (2 Minuten) mußte, um Kompensation zu erhalten, die Dauer der Belichtung auf die Hälfte, das ist 7,89 Sekunden, reduziert worden: und wieder verhielten sich die Keimlinge im innersten Kreise gleich wie die des mittleren.

Es stand somit fest, daß Belichtungen von kürzerer Dauer kompensatorisch wirksamer sein können als länger andauernde Belichtungen, und diese Erkenntnis im Zusammenhange mit den vorhin gewonnenen Erfahrungen über Fallen und Steigen des motorischen Effektes bei allmählich fortschreitender Belichtung ließen die Vermutung zu, es könnten auf ein und denselben Massenimpuls verschiedene Lichtmengen kompensatorisch wirken. Die Versuche bestätigten diese Annahme. Zunächst wurde untersucht, ob sich eine Rotation von 60 Sekunden durch eine kürzere Belichtung kompensieren lasse (die betreffenden Intensitäten sollten stets gleich bleiben). Eine solche wurde, abwärts schreitend, bald gefunden: 3,94 Sekunden. Wieder entsprach dies nicht nur für den inneren, sondern auch für den mittleren Kreis der Versuchspflanzen. Eine Verlängerung der Belichtung über die Dauer der Rotation war, wie leicht einzusehen, bei der verwendeten Versuchsmethode ausgeschlossen, und so griff ich denn, um einen weiteren Kompensationspunkt nach oben zu finden, zur Erhöhung der Lichtintensität. Ich fand ihn für den mittleren Kreis mit 800 MK durch 15,79 Sekunden. Die bei den früheren Versuchen zutage getretene Gesetzmäßigkeit bezüglich der Reaktion der Keimlinge im inneren und mittleren Kreise findet demnach bei Veränderung der relativen Lichtintensitäten ihr Ende. Weitere Versuche wurden

in dieser Richtung nicht ausgeführt; das Mitgeteilte genügt wohl, um sagen zu dürfen: ein und derselbe Massenimpuls und verschiedene Lichtmengen können sich in ihrem tropistischen Effekte wechselseitig völlig aufheben.

Damit ist freilich nicht gesagt, die Kompensation lasse sich in jedem Falle auf dieselben uns unbekannten Ursachen zurückführen, vielmehr könnte die Art des wechselseitigen Eingreifens für jede Lichtmenge eine andere sein. Wir kommen auf diesen Punkt noch später zurück. Immerhin ist das Steigen und Fallen der wechselseitigen Beeinflussung zunehmender Lichtmengen und desselben Massenimpulses zusammengenommen mit dem entsprechenden Verhalten zunehmender Lichtmengen in ihrem spezifischen motorischen Effekte ein Hinweis auf Beziehungen, die zwischen dem tropistischen und kompensatorischen Effekte des Lichtes bestehen dürften.

II. Über Kompensationen länger andauernder Massenimpulse gleicher Intensität und über das Verhalten der Keimlinge bei Lichtmengen oberhalb und unterhalb der Kompensationspunkte.

Nachdem die im vorhergehenden Abschnitte mitgeteilten Tatsachen feststanden, lag ein weites Feld experimenteller Betätigung offen. Von den vielen Fragen, die sich von selbst an die Ergebnisse knüpften, wurde zunächst folgende in Angriff genommen: wie verhalten sich die Reizzeiten für gleich bleibende Lichtintensitäten, wenn bei Verlängerung der gleichfalls konstanten Rotation von Minute zu Minute immer wieder vollkommene Kompensation eintreten soll.

Die Intensitäten für Licht und Massenwirkung waren die gleichen wie bei den vorhin beschriebenen Versuchen. Für Rotationen von ein und zwei Minuten Dauer bestätigten die wiederholten Versuche das bereits mitgeilte Ergebnis; der Effekt einer drei Minuten langen Rotation von konstanter Geschwindigkeit konnte durch eine Lichtzufuhr von 15,79 Sekunden mit aller Exaktheit kompensiert werden. Wiederum verhielten sich die Keimlinge im innersten und mittleren Kreise gleich.

Vergegenwärtigen wir uns das bisher Gefundene, wobei wir von den Lichtmengen, die den Rotationseffekt einer Minute aus-

löschen, nur die kleinste in Betracht ziehen, so ergibt sich, daß für Massenimpulse von 8,2 bezw. 16,5 g und Lichtintensitäten von 307,0 bezw. 400 MK dann Kompensation eintritt, wenn die betreffenden Reizzeiten sich folgendermaßen verhalten (die erste Zahl gilt für den Massenreiz, die zweite für den Lichtreiz): 60 Sek. : **3,9** Sek.: 2 × 60 Sek. : **7,8** (= 2 × 3,9) Sek.: 3 × 60 Sek. : **15,7** (= 2 × 7,8) Sek. Das Licht muß also bei fortschreitender Massenwirkung zur Erzielung eines konstanten Effektes zunächst von Stufe zu Stufe in doppelter Menge zugeführt werden.

Schon auf der nächsten Stufe, also bei einer vier Minuten währenden Rotation, stimmt diese angenommene Gesetzmäßigkeit nicht mehr: eine Lichteinwirkung von 2 × 15,7 Sekunden erzielt die tropistische Indifferenz nicht. Ich übergehe die Schilderung der weiteren Bemühungen und will bemerken, daß sich schließlich auch für diese Stufe die Kompensation fand: **25,6** Sekunden. Will man diese Zahl zu den vorhergehenden in Beziehung bringen, so entspricht sie folgender Forderung: $t_n = 2\,t_{n-1} - \frac{t_{n-2} + t_{n-3}}{2}$.

Die Lichtmenge, die eine 4 Minuten währende Rotation kompensiert, beträgt somit nicht das Doppelte der vorhergehenden Stufe, sondern dieses vermindert um das arithmetische Mittel der zwei weiter zurückliegenden Kompensationsmengen. Bevor wir auf die Versuche übergehen, welche die Auffindung des Kompensationspunktes für weiter fortschreitende Massenwirkungen auf Grund der angeführten Formel zum Ziele hatten, sei die Frage erörtert, ob es berechtigt ist, die für fortschreitende Massenwirkung gefundenen Kompensationen als auf gleiche Weise veranlaßte Erscheinungen anzusehen oder nicht. Die Annahme erscheint berechtigt, sofern es gelingt zu zeigen, daß die Kompensation auf jeder Stufe nach unten und oben, d. h. bei Verkleinerung und Vergrößerung des Lichtimpulses in äquivalente Reaktionserscheinungen übergeht. Dies ist nun, wie die folgende Tabelle (S. 178) zeigt, tatsächlich der Fall. In dieser Tabelle finden sich alle mit Rotationen von 1—4 Minuten Dauer ausgeführten Versuche kurz zusammengefaßt. Die vorhandenen Lücken auszufüllen, war mir vorderhand nicht möglich. Die Angaben beziehen sich stets auf die gleichen Intensitäten, also 8,2 g gegen 307,0 MK und 16,5 g gegen 400 MK. Auch bei den Versuchen mit 4 Minuten Rotation verhielten sich die Keimlinge des innersten Kreises genau so wie die des mittleren Kreises.

Belichtungsdauer mit 307,0 bezw. 400 MK	Rotation durch 4 Minuten	Rotation durch 3 Minuten	Rotation durch 2 Minuten	Rotation durch 1 Minute
63,157 Sek.	Starke geotropische Reaktion, darauf starke phototropische Reaktion, Rückkehr zur Ausgangslage.	—	—	—
47,368 "	Geotropische Reaktion schwächer, ebenso die folgende phototropische Reaktion, die Ausgangslage wird nicht durchaus erreicht.	Geotropische Reaktion sich verstärkend und bleibend. phototropische Reaktion schwach oder fehlend.	—	—
31,578 "	Wie oben.	Geotropische Reaktion kräftig, darauf ebensolche phototropische Reaktion; die Ausgangslage wird z. T. erreicht. hin und wieder überschritten.	Geotropische Reaktion sich verstärkend und bleibend, phototropische Reaktion fehlend.	—
27,631 "	Wie oben.	—	—	—
25,657 "	Kompensation.	—	—	—
23,684 "	Geotropische Reaktion ausbleibend oder sehr schwach. sehr starke phototropische Reaktion.	Schwache geotropische Reaktion. durch die folgende phototropische Reaktion wird die Ausgangslage bald erreicht. bald nicht. bald überschritten.	—	—
15,789 "	—	Kompensation.	Schwache geotropische Reaktion, durch die folgende phototropische Reaktion wird die Ausgangslage bald erreicht, bald nicht, bald überschritten.	(Kompensation)
7,894 "	—	Geotropische Reaktion ausbleibend oder schwach. sehr starke phototropische Reaktion.	Kompensation.	—
3,947 "	—	Wie oben, phototropische Reaktion teilweise schwächer.	Geotropische Reaktion ausbleibend oder sehr schwach. sehr starke phototropische Reaktion.	Kompensation.
1,973 "	—	—	Geotropische Reaktion wie oben, phototropische Reaktion noch stärker.	—
0,921 "	—	—	Geotropische Reaktion rasch ansteigend, durch die phototropische Reaktion wird die Ausgangslage etwas überschritten.	—
0,263 "	—	Rasch ansteigende geotropische Reaktion. darauf starke phototropische Reaktion.	Wie links.	—
0,135 "	—	—	Sehr schwache geotropische und ebenso schwache phototropische Reaktion.	—
0,067 "	—	Geotropische Reaktion kräftig, durch die folgende phototropische Reaktion wird die Ausgangslage stark überschritten.	Die Reaktionen nähern sich der Kompensation.	—

Um wenigstens für eine Versuchsreihe einige Anschauung beizubringen, seien in Fig. 5a u. 5b (S. 180 u. 181) die entsprechenden Kurven für 3 Minuten Rotation wiedergegeben, wobei der äußerste Kreis von Keimlingen (24.8 g gegen 542.6 MK), der bei keinem Versuche zur Kompensation gelangt ist, trotz des mitunter recht interessanten Reaktionsverlaufes weggelassen wurde. Über die Art der Darstellung wurde schon einleitend (S. 167) gesprochen.

Wir sehen zunächst, daß der Kompensationspunkt auf jeder Stufe von ähnlichen Reaktionen sowohl bei Steigerung als auch bei Verminderung der Belichtung begrenzt wird. Bei Steigerung erscheint die bekannte Reaktion: zuerst die zentripetale Krümmung im Sinne des negativen Geotropismus, hierauf die zentrifugale Krümmung im Sinne des positiven Phototropismus, beide verhältnismäßig schwach; bei Verminderung der Belichtung hingegen wird die zentripetale Krümmung vollständig oder nahezu vollständig unterdrückt und es tritt mit großer Energie die zentrifugale Krümmung ein, deren weiterer Verlauf hier nicht interessiert. Mit Rücksicht auf dies Ergebnis ist es wohl berechtigt, die in Betracht kommenden Kompensationsprodukte als durch gleiche Ursachen erzielt anzusehen und nach einer Gesetzmäßigkeit ihres Eintreffens zu suchen. Was diese Ursachen des näheren sind, das bleibt nun einmal ganz außer Betracht.

Verfolgen wir die Reaktionen dort, wo dies durch Versuche belegt wurde, bei weiterer Reduktion der Belichtung, so sehen wir bei kleineren Lichtmengen neuerdings das bekannte Nacheinander des geotropischen und phototropischen Effektes und schließlich (siehe Rotation durch 2 Minuten) die abermalige Annäherung an einen Kompensationspunkt. Die kleinste geprüfte Belichtungsdauer 0,067 Sekunden ist aber noch aus einem anderen Grunde interessant. Es handelt sich hier um Lichtmengen ($0{,}067 \times 307{,}0 = 20{,}5$ MKS und $0{,}067 \times 400 = 26.8$ MKS), die sich den von anderen Autoren für die *Avena*-Koleoptile festgestellten phototropischen Schwellenwerten nähern[1]). Daraus geht hervor, daß auch größere Massenimpulse die Perzeption und den tropistischen Effekt kleinster Lichtmengen nicht unterdrücken.

---

1) Blaauw, 1909, a. a. O.: 20 MKS. — Nybergh, Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter *Avena*-Keimlinge, Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30, 1912: 15 MKS. — Noack, 1914, a. a. O.: 12,2 MKS.

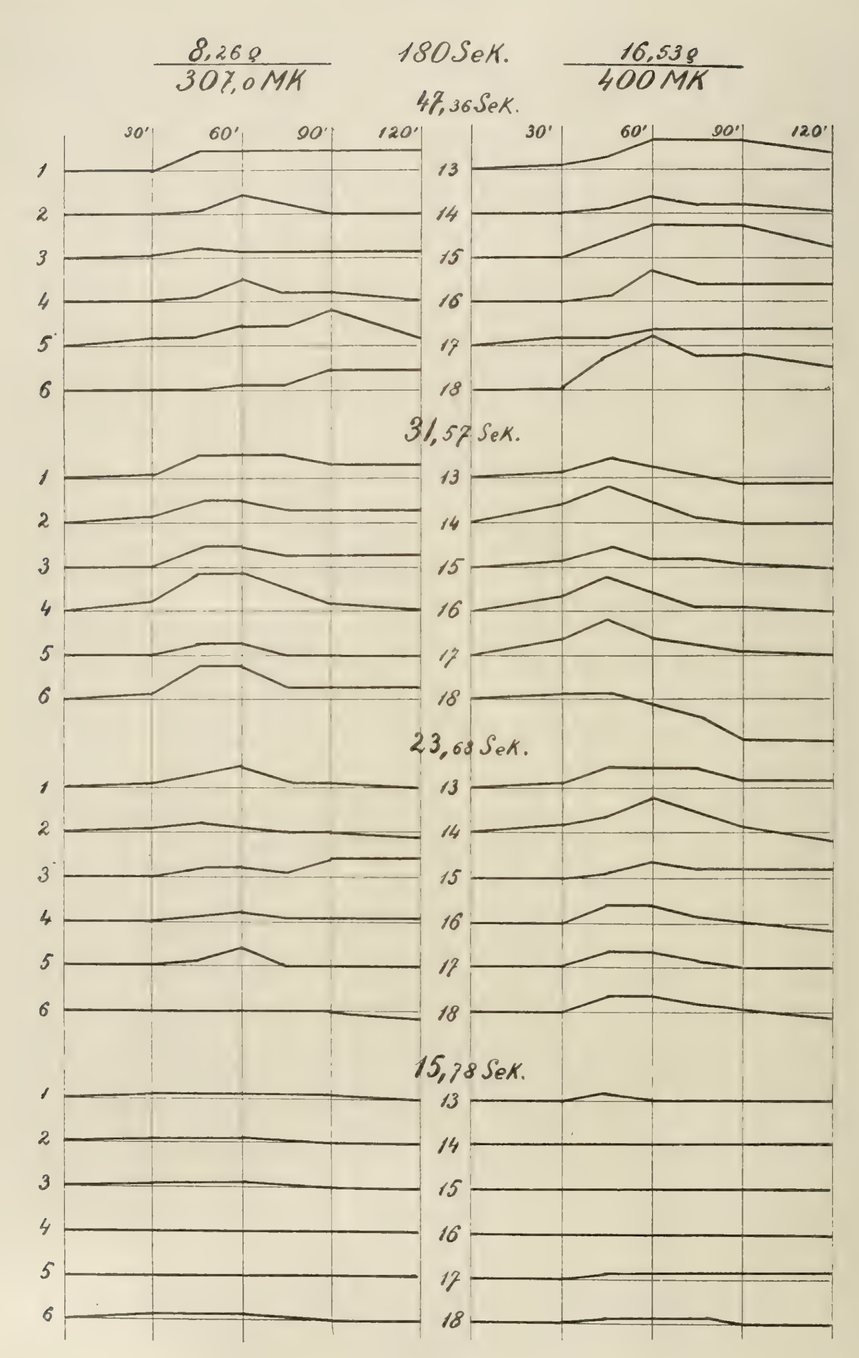

8,26 g
307,0 MK
180 Sek.
16,53 g
400 MK
47,36 Sek.
30'
60'
90'
120'
1
2
3
4
5
6
13
14
15
16
17
18
31,57 Sek.
23,68 Sek.
15,78 Sek.

Fig. 5a.

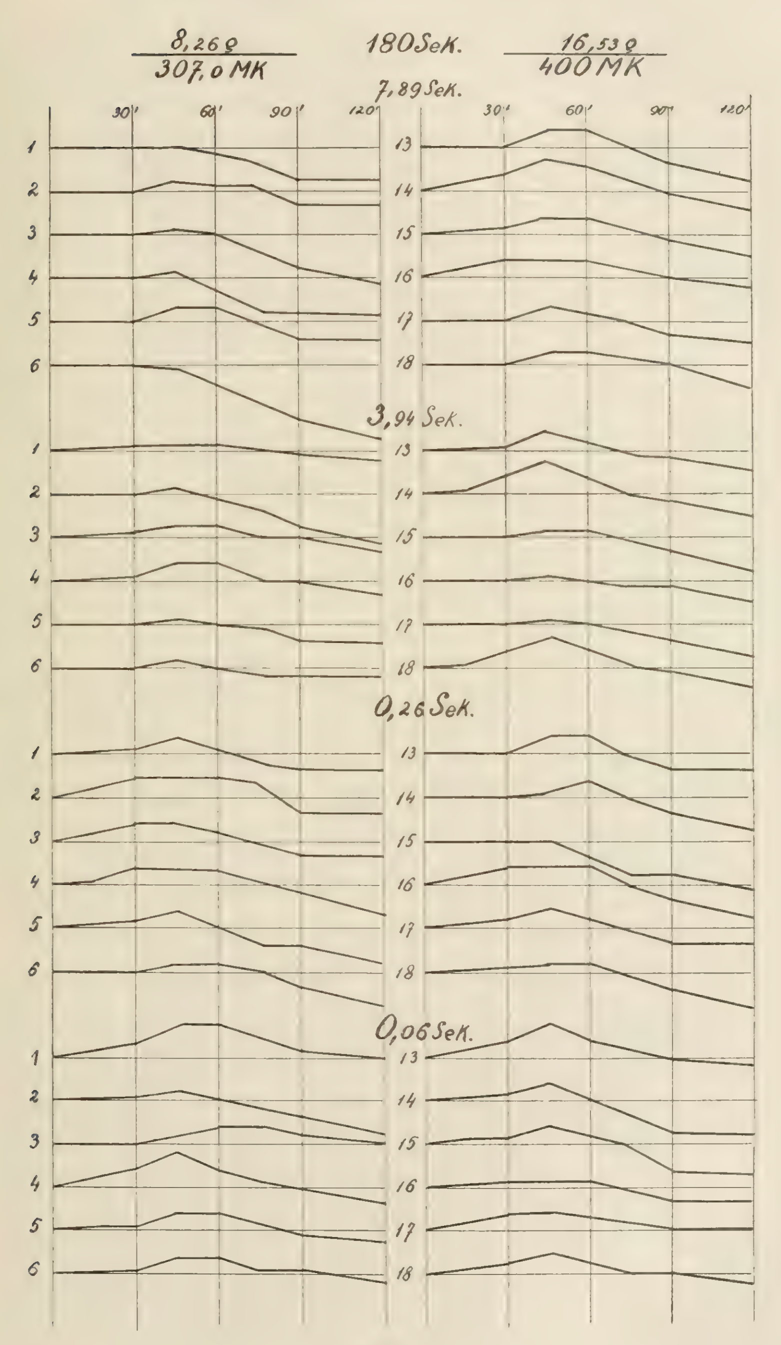

8,26 g
307,0 MK
180 Sek.
16,53 g
400 MK
7,89 Sek.
30'
60'
90'
120'
3,94 Sek.
0,26 Sek.
0,06 Sek.
1
2
3
4
5
6
13
14
15
16
17
18

Fig. 5b.

Es ergibt sich weiter die Frage, ob nicht neben dem Kompensationspunkte und dem Stadium völliger Unterdrückung des geotropischen Effektes auch eine Lichtmenge zu finden wäre, bei welcher der phototropische Effekt für sich allein ganz ausgeschaltet wird. Da muß bemerkt werden, daß diese Reaktion als solche nicht so scharf charakterisiert ist, wie die anderen zwei. Der phototropische Effekt tritt bekanntlich erst nach der geotropischen Krümmung in Erscheinung. Erfolgt dies längstens nach einer Stunde seit Versuchsbeginn, so ist an dem phototropischen Charakter der Bewegung nicht zu zweifeln: erfolgt die zentrifugale Veränderung jedoch erst viel später, so ist die Entscheidung, ob phototropische Bewegung oder autotropische Ausgleichsbewegung, nicht in jedem Falle ohne weiteres möglich. Trotzdem halte ich es für ziemlich sicher, daß es auch ein Stadium unter den Reaktionen bei antagonistischer Licht- und Massenwirkung gibt, da ein phototropischer Effekt gar nicht in Erscheinung tritt. Die Versuchsergebnisse mit 47,3 und 31,5 Sekunden Belichtung bei 3 bezw. 2 Minuten Rotation lassen diesen Schluß mit ziemlicher Sicherheit zu.

Überblicken wir die in der Tabelle zusammengefaßten Versuche noch einmal, so ergeben sich folgende zwei Tatsachen:

1. Die Wirkung zunehmender Belichtung ist für jede Stufe antagonistischer Massenimpulse eine gleichartige. Die Reaktionen pendeln um gut charakterisierte Punkte. Diese sind die völlige Kompensation und die Unterdrückung eines der beiden tropistischen Effekte.

2. Wird ein bestimmter, durch gleiche Grenzreaktionen charakterisierter Kompensationspunkt ins Auge gefaßt, so zeigt sich, daß bei Verlängerung der Massenwirkung eine entsprechende Verlängerung der Belichtung zur Erzielung äquivalenter Reaktionserfolge notwendig ist. Die Zunahme der Belichtung und die Zunahme der Massenwirkung bei gleich bleibenden Intensitäten beider Reize stehen in keinem einfachen Verhältnis.

Bevor wir zur weiteren Feststellung dieser Beziehung übergehen, seien jedoch noch einige sich anschließende Fragen berührt.

III. Der Kompensationspunkt ist ein sehr empfindliches Maß für Lichtmengen.

Es ist klar, daß, wie immer bei Experimentaluntersuchungen, auch bei diesen Versuchen individuelle Verschiedenheiten in den Reaktionen zutage traten. Diese mußten besonders bei einer so scharf charakterisierten Reaktion, wie es die Kompensation ist, auffallen. Schon bei den ersten Versuchen mit Kompensationserfolgen zeigte sich jedoch eine Erscheinung, die nach öfterer Wiederholung berechtigte Zweifel darüber aufkommen lassen mußte, ob man es wirklich mit individuellen Schwankungen zu tun habe. Es handelt sich um folgendes: die 6 Keimlinge eines Kreises gliederten sich bezüglich ihrer Reaktion in zwei Gruppen, die eine zu 3—4 Keimlingen war kompensiert, die andere zu 3—2 Keimlingen reagierte anders, die Individuen aber untereinander ziemlich gleichmäßig. Hierbei war die Verteilung dieser zwei Reaktionsweisen auf einem Kreise eine streng gesetzmäßige, beiderlei Individuen bildeten eine geschlossene, gleichmäßig reagierende Gruppe. Als sich diese Erscheinung immer wieder bald auf diesem bald auf jenem Kreise wiederholte, war an ein zufälliges Zusammentreffen von Keimlingen gleicher individueller Struktur nicht mehr zu denken und es mußten mögliche äußere Ursachen in Betracht gezogen werden. Vor allem galt es zu überlegen, ob nicht die Versuchsmethode selbst eine verschiedene Beeinflussung der Keimlinge eines Kreises derart zulasse, daß gesonderte Reaktionserfolge eintreten.

Hierzu finde ich ausschließlich folgende Möglichkeit: Vollkommen gleichlange Lichtzufuhr für alle Keimlinge der Scheibe erfolgt nur dann, wenn bei Beginn und am Ende der Belichtung stets dieselben Punkte der rotierenden Scheibe vor die gleichen Lampen zu stehen kommen, mit anderen Worten, wenn während der Belichtungszeit die Scheibe genau eine ganze Zahl von Umdrehungen macht. Dies trifft, wie leicht einzusehen, nur in seltenen Fällen zu: der gewöhnlichste Fall ist wohl der, daß zu einer bestimmten ganzen Umdrehungszahl noch ein Bruchteil einer Umdrehung hinzukommt. Damit ist aber eine ungleichmäßige Belichtung der Keimlinge eines Kreises gegeben. Je nach der Größe des hinzukommenden Bruchteils empfängt nämlich eine gewisse Zahl von Individuen, die bei der Rotation hintereinander an den

Lichtquellen vorbeifliegen, einen oder einige Lichtblitze mehr als die übrigen.

Ich will nicht alle hierbei möglichen Lichtmengen in Betracht ziehen, sondern mich auf den in Fig. 6 dargestellten Fall beschränken, der als Beispiel aus vielen anderen und ähnlichen gewählt ist. Wir sehen die Reaktionsweise von 6 Keimlingen eines Kreises, auf welche Licht und Masse in angegebener Intensität und Dauer wirkten, und erkennen den Zerfall in zwei Gruppen

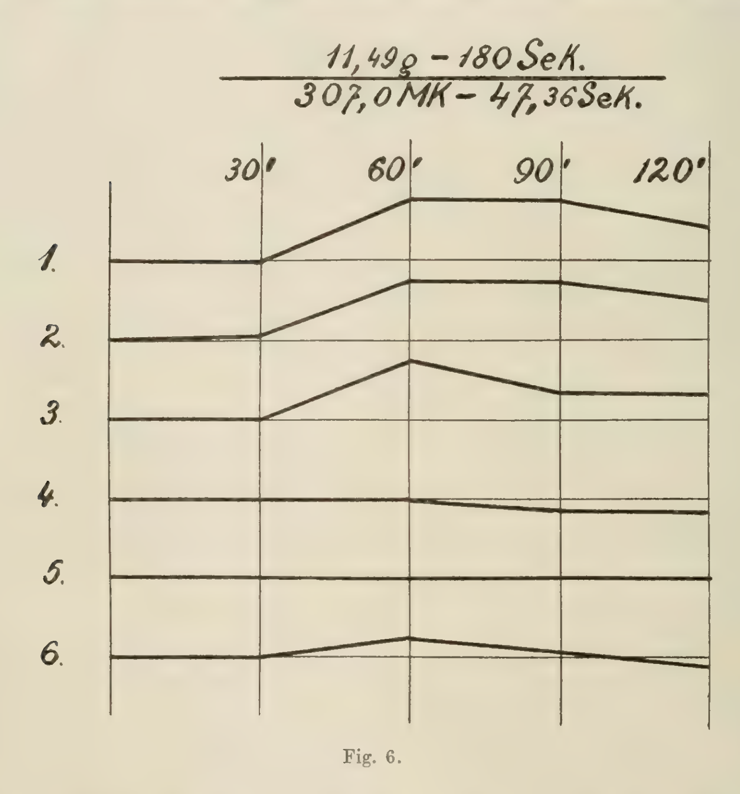


Fig. 6.

nahezu gleicher Reaktion. Überlegen wir, daß die Keimlinge $^1/_6$ der Kreisperipherie, die Lampen aber $^1/_4$ derselben voneinander abstehen, so wird sich das dargestellte Ergebnis am besten so erklären, daß zu der ganzen Umdrehungszahl noch eine halbe Umdrehung hinzukam, wobei 2 Keimlinge ein Plus von zwei Blitzen empfingen, ein Keimling ein Plus von einem Lichtblitz erhielt. Welche Gruppe dies Plus für sich in Anspruch nehmen konnte, läßt sich natürlich nicht entscheiden. Aus diesem und ähnlichen

Ergebnissen, die, will man dem Zufall nicht allen Einfluß einräumen, kaum anders deutbar sind, geht hervor, daß sich die Versuchspflanzen im Zustande der Kompensation in einem außerordentlich labilen Gleichgewicht befinden, aus welchem sie schon durch ein kleines Plus oder Minus in der Belichtung herausgebracht werden können, daß also die angewandte Methode antagonistischer Reizung, wenn auch im ganzen ziemlich umständlich, doch eine sehr feine Wage für Lichtmengen darstellt.

Die Lichtmengen, welche im herangezogenen Beispiele das Plus oder Minus ausmachen, sind 307,0 · 0,01 = **3,07** MKS oder höchstens 2 × 3,07 = **6,14** MKS. Das sind Lichtmengen, kleiner als die überaus tiefen Schwellenwerte, die Noack[1]) für schief von oben auf die *Avena*-Koleoptile einfallendes Licht feststellen konnte[2]).

IV. Hat auf die Kompensation die zeitliche Verteilung der Lichtzufuhr einen Einfluß oder kommt nur die Lichtmenge in Betracht?

Diese Frage mußte, wie einleitend erwähnt, schon deswegen experimentell entschieden werden, da bei der ganzen Versuchsanordnung nicht kontinuierliches, sondern intermittierendes Licht in Anwendung kam. Doch auch ein Zweites ist zu bedenken: Gegenüber einer Rotation von mehreren Minuten sind die entsprechenden kompensierenden Belichtungszeiten teilweise sehr kurz; es war daher zu prüfen, ob nicht die relative Lage der Lichtzeit innerhalb der Rotationszeit von Einfluß auf die Reaktion sei. Beides konnte auf Grund von Parallelversuchen mit kleinerer Lampenzahl, also mit größeren Belichtungspausen und entsprechend verlängerter Gesamtbrennzeit der Lampen geklärt werden. Hierzu eigneten sich besonders solche Fälle der Kompensation, die durch eine Belichtung während $^1/_4$ oder $^1/_2$ der ganzen Rotationszeit erzielt wurden. In diesen Fällen war die Probe einfach so durchzuführen, daß man bei einer einzigen Lampe (d. i. $^1/_4$ der vorhandenen Lampen) bezw. bei zwei (d. i. $^1/_2$ der vorhandenen Lampen) die Brennzeit auf die ganze Rota-

1) Noack, 1914, a. a. O., S. 21ff.

2) Ob sich die Unterschiedsempfindlichkeit dem Weber-Fechnerschen Gesetz entsprechend verhält, scheint mir mit Rücksicht darauf, daß die beschriebene Erscheinung bei Versuchen mit verschieden langer Gesamtbelichtung auftrat, zweifelhaft.

tionszeit ausdehnte. Offenbar ist die Lichtmenge, die von 4 Lampen während $^1/_4$ bezw. $^1/_2$ der Rotationszeit auf die Versuchspflanzen fällt, genau so groß wie die Lichtmenge, die von einer bezw. zwei Lampen während der ganzen Rotation die Keimlinge trifft. Trat demnach bei Ausdehnung der in der Summe gleichwertigen Lichtblitze über die ganze Rotationszeit dasselbe Resultat ein, wie bei deren Konzentration auf eine entsprechend kürzere Zeit, so war damit zweifellos dargetan, daß die zeitliche Verteilung der Lichtzufuhr für die Reaktion belanglos und nur die Lichtmenge hierfür in Betracht zu ziehen ist. Dies ergaben nun die durchgeführten Versuche in der Tat.

Sie wurden für folgende kompensierende Zeiten durchgeführt (die Intensitäten blieben stets die gleichen: siehe S. 180 u. 181):

a) 60 Sek. Rotation und 3,947 Sek. Belichtung,
b) 120 „ „ „ 7,894 „ „ ,
c) 300 „ „ „ 39,472 „ „ .

Bei a) brannten die 4 Lampen 3,9 . . × 3,8 = 15 Sek., d. i. $^1/_4$ Rotationszeit, bei b) 7,8 . . × 3,8 = 30 Sek., d. i. $^1/_4$ Rotationszeit, bei c) 39,4 . . × 3,8 = 150 Sek., d. i. $^1/_2$ Rotationszeit. Bei den Parallelversuchen zu a) und b) kam dementsprechend eine Lampe, bei den Parallelversuchen zu c) kamen zwei Lampen in Verwendung. Die Kompensation trat jedesmal nach Wunsch ein.

Es wurden ähnliche Parallelversuche mit gleichem Erfolge auch mit Rücksicht auf andere Reaktionsweisen (siehe Tabelle auf S. 178) durchgeführt. Da jedoch keine Reaktion der Kompensation an Schärfe der Charakterisierung gleichkommt und das Mitgeteilte zur Begründung der Sache genügt, sehe ich von einer näheren Darstellung der betreffenden Versuche ab.

V. Vergleich zwischen dem spezifischen tropistischen Effekte einiger Lichtmengen und deren Effekte bei antagonistischer Massenwirkung.

Aus den Vorversuchen über die Wirkung des Lichtreizes allein und aus den Versuchen mit antagonistischer Massenwirkung ergab sich, wie schon hervorgehoben, bei allmählicher Steigerung der Lichtmenge ein Zu- und Abnehmen des schließlichen Effektes. Da es sich in beiden Fällen um eine prinzipiell gleiche Erscheinung handelt, lag es nahe, nach den Beziehungen zwischen der

Lichtwirkung ohne und mit gleichzeitiger Massenbeeinflussung zu suchen. Daß diese Beziehung kein einfacher Parallelismus in dem Sinne sein konnte, daß dem phototropischen Optimum dort die völlige Unterdrückung des geotropischen Krümmungsbestrebens hier, der phototropischen Indifferenz dort das Ausbleiben phototropischer Krümmungen hier und schließlich irgend einem mittleren motorischen Effekte dort die Kompensation hier entsprechen sollte, war von vornherein klar. Denn die in der Tabelle zusammengestellten Versuche zeigen uns, wie die einzelnen Reaktionen nicht nur von der Lichtmenge, sondern eben auch von der Dauer des betreffenden Massenimpulses abhängen. Wie greifen nun diese beiden Faktoren ein? In vielen Fällen scheinbar überhaupt nicht: die Reaktionen laufen anscheinend nacheinander ab. Halten wir uns nur an das gut Charakterisierte: die Kompensation und die Unterdrückung der geotropischen Bewegung. — Die gleichfalls vorkommende Unterdrückung der phototropischen Bewegung bleibe wegen des Eingreifens unkontrollierbarer autotropischer Bestrebungen außer Betracht.

Es haben die kompensierenden Lichtmengen (siehe Tabelle) für sich allein folgende Krümmungseffekte:

a) 3,9 Sek. für beide in Betracht kommenden Intensitäten gut;
b) 7,8 Sek. für 307,0 MK gut, für 400 MK schlecht;
c) 15,7 Sek. für 307,0 MK mittelmäßig, für 400 MK gut;
d) 25,6 Sek. für 307,0 MK mittelmäßig, für 400 MK fast gar keinen Effekt.

Die Lichtmengen a) unterdrücken bei 2 Minuten langer Rotation die geotropische Krümmung vollkommen oder nahezu, Lichtmengen b) tun dies bei 3 Minuten währender Rotation, die Belichtung, welche den gleichen Erfolg bei 4 Minuten andauernder Rotation erzielt (23,6 Sek.), hat schließlich, allein wirkend, folgenden Effekt:

e) 23,6 Sek. für 307,0 MK mittelmäßig, für 400 MK fast gar keinen Effekt.

Die Veränderungen des tropistischen Effektes bestimmter Lichtmengen durch antagonistische Massenwirkung gestatten nun in einer Beziehung einen neuen Einblick in das dunkle wechselseitige Getriebe der inneren Vorgänge: weniger der zur Unterdrückung jeder Bewegung führenden als solcher, welche neben der Verhinderung der geotropischen Krümmung eine Steige-

rung des phototropischen Effektes erzielen. Diese Erscheinung ergibt sich aus mehreren vergleichenden Überlegungen, in ganz auffälliger Weise jedoch aus dem Vergleiche des selbständigen Lichteffektes von 7,8 × 400 MKS und von 23,6 × 400 MKS mit der entsprechenden Reaktion bei gleichzeitiger Massenwirkung: dort fast vollkommene motorische Indifferenz, hier nach Unterdrückung der geotropischen Krümmung (demnach ohne jede Beeinflussung durch autotrope Bestrebungen) ganz bedeutendes und lang andauerndes positiv phototropisches Wachstum.

Aus diesem Verhalten ergibt sich die Tatsache, daß die durch Massenimpulse hervorgerufenen und einem entgegengesetzten Ziele zustrebenden Veränderungen nicht immer, wie bisher ziemlich allgemein angenommen wurde, hemmend in die tropistische Wirkung des Lichtimpulses eingreifen, sondern sie unter Umständen auch fördern können. Daraus ergibt sich aber die weitere Folge, daß bei jeder, auch einer optimalen phototropischen Krümmung Licht und Schwerewirkung in Betracht zu ziehen ist[1]) und von einer Unterdrückung des Geotropismus als Summe aller Vorgänge, die eine bestimmte Orientierung des Organs zur Richtung des Massenreizes zum Ziele haben, demnach niemals gesprochen werden kann[2]).

Die mitgeteilten Versuche zeigen, wie durch Verbrauch von Lichtenergie zum Zwecke der Neutralisation von Vorgängen, die durch den Massenimpuls veranlaßt sind, der motorische Effekt des Lichtes gesteigert wird: in gleicher Weise könnte durch Bindung von Lichtenergie der motorische Effekt des Lichtes auch herabgesetzt werden. Wir wissen, daß bei zunehmender Lichtmenge bald ein Steigen, bald ein Fallen im motorischen Effekte nachweisbar ist, und eine einfache Überlegung sagt uns, daß demnach das Verhältnis der zugeführten zur gebundenen Lichtmenge darüber entscheidet, ob sich der motorische Effekt durch die lichtbindende Wirkung des Massenimpulses in der Richtung vom Indifferenzpunkt gegen das Optimum oder in umgekehrter Richtung verändert. Durch Veränderung in umgekehrter Richtung bis zur

---

1) Dies dürfte mit Rücksicht auf die Ergebnisse von Riß (1914, a. a. O.) und von Erik Richter, Vorl. Mitteilung eines Experimentes zur Statolithentheorie, Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. 32, 1914, selbst für die phototropischen Krümmungen bei der üblichen Klinostatendrehung (Organ senkrecht zur Achse) zu berücksichtigen sein.

2) In diesem Sinne entschieden seinerzeit die Versuche Guttenbergs (1908, a. a. O., S. 219).

motorischen Indifferenz ist aber auch **eine** mögliche Form des Kompensationsphänomens gegeben.

Das Ineinandergreifen der geo- und phototropischen Vorgänge wird, wie wir sahen, durch die völlige Kompensation oder durch die Unterdrückung einer der zwei angestrebten Bewegungen deutlich offenbar; dazwischen liegen die Reaktionen, die in ihrem bekannten Nacheinander jedenfalls zeigen, daß die gegenseitige Beeinflussung nicht in jedem Falle eine gleich tiefgehende zu sein braucht, wiewohl sie sich auch für viele dieser Fälle gewiß mannigfaltig, vor allem durch die gegenseitige Beeinflussung des Krümmungsgrades nachweisen ließe. Nach diesen Erörterungen kehren wir im nächsten Abschnitte zur Frage zurück, wie die Lichtmengen gesteigert werden müssen, um bei zeitlich fortschreitender gleichmäßiger Masseneinwirkung die Kompensation aufrecht zu erhalten.

VI. Die Gesetzmäßigkeit in der Kompensation länger andauernder Massenimpulse.

Wir erinnern uns, daß die Belichtungszeit zur Kompensation einer 4 Minuten währenden Rotation bei gleich bleibenden Reizintensitäten der Formel $t_n = 2\,t_{n-1} - \frac{t_{n-2} + t_{n-3}}{2}$ entsprach. Demnach wird diese Zeit gefunden, indem man von der verdoppelten Belichtungszeit, die zur Kompensation einer 3 Minuten währenden Rotation notwendig ist (t_{n-1}), das arithmetische Mittel der beiden Belichtungszeiten, die Rotationen von 2 (t_{n-2}) und 1 Minute Dauer (t_{n-3}) kompensieren, subtrahiert. Auf Grund dieser Formel wurde die Belichtungszeit für Rotationen von 5—9 Minuten Dauer ausgerechnet. Die betreffenden Zeiten sind:

5 × 60 Sek. Rotation	:	39,472	Sek. Belichtung
6 × 60 „ „	:	58,222	„ „
7 × 60 „ „	:	83,879	„ „
8 × 60 „ „	:	118,026	„ „
9 × 60 „ „	:	165,002	„ „

Von diesen Zeiten ist die letzte mit gleich bleibender Apparatur nicht mehr nachweisbar, da eine Belichtung von (165,0 . . . × 3,8) = 627,... Sekunden über die Rotationsdauer (540 Sekunden) hinausreicht. Die übrigen Kompensationszeiten wurden experimentell nachgeprüft, und da stellte sich folgendes heraus:

Die kompensierende Belichtung für 5 Minuten Rotation entsprach der Forderung sehr vollkommen[1]), die entsprechende Belichtung für 6 Minuten Rotation konnte gerade noch befriedigen, die Belichtungszeiten für 7 und 8 Minuten Rotation waren mit Rücksicht auf den erzielten Reaktionscharakter zweifellos zu groß. Da sich bei länger währender Rotation Stromschwankungen immer unangenehmer bemerkbar machten, ließ ich die Frage bezüglich der Kompensation der letzten zwei Rotationszeiten zunächst unentschieden.

Nimmt man die Gültigkeit der mitgeteilten Formel an, dann ergibt sich für die Rotationen von 1—8 Minuten kompensierenden Belichtungszeiten folgendes Verhältnis: $1 : 2 : 4 : 6^1/_2 : 10 : 14^3/_4 : 21^1/_4 : 30$ oder $4 : 8 : 16 : 26 : 40 : 59 : 85 : 120$. In der untenstehenden Fig. 7 finden sich die Kompensationspunkte in ein recht-

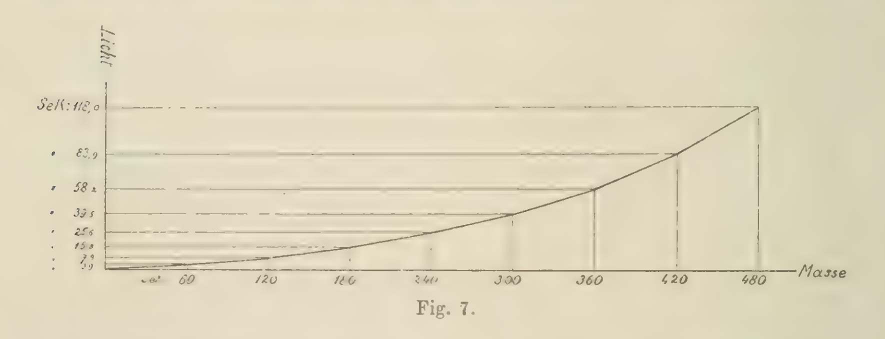


Fig. 7.

winkliges Koordinatensystem gebracht, wobei die Zeiten der Rotation in gleichen Abständen auf der Abszisse die Zeiten der kompensierenden Belichtung unter Zugrundelegung des angegebenen Verhältnisses auf die Ordinate derart aufgetragen wurden, daß im Original ein Millimeter einer Sekunde entsprach. Die sich ergebende Kurve der kompensierenden Zeiten hat nun besonders in der ersten Hälfte entweder die Gestalt einer Sinus- bezw. Kosinuskurve, deren Punkte durch $x = \alpha$, $y = 1 - \cos\alpha$ bestimmt sind, oder die anfänglich fast übereinstimmende Gestalt einer Parabel von der Gleichung $y^2 = k\,x$ oder hier $x^2 = k\,y$. Es war nun zu untersuchen, welchen Winkelwerten die Kompensationspunkte fortschreitend beiläufig entsprechen und ob sich für k der Parabel ein

---

1) Dieser Versuche wurde schon bei der Fragestellung im Abschnitt IV Erwähnung getan.

einheitlicher Wert ergibt, um hierdurch eine mögliche Gesetzmäßigkeit aufzudecken. Wählen wir für die erste kompensierende Belichtungszeit $\alpha = 2^0$, so ergibt sich $1 - \cos \alpha = 0{,}0006$. Multiplizieren wir diesen Betrag mit den Verhältniszahlen für die fortschreitende Belichtungsdauer, so erhalten wir folgende Werte:

Rotationsdauer:	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.	6 Min.	7 Min.	8 Min.
Verhältnis der Belichtungszeit	1 :	2 :	4 :	$6\frac{1}{2}$:	10 :	$14\frac{3}{4}$:	$21\frac{1}{4}$:	30
$1 - \cos \alpha$:	0,0006;	0,0012;	0,0024;	0,0039;	0,0060;	0,0088;	0,0127;	0,0180
α:	2^0;	$2{,}8^0$;	4^0;	5^0;	$6{,}3^0$;	$7{,}6^0$;	$9{,}2^0$;	$10{,}9^0$.

Wir sehen im Rahmen der exakt nachgewiesenen Kompensation, d. i. von 1—5 Minuten Rotation, die Belichtungszeiten fast genau so wachsen, wie es dem um je einen Grad vermehrten Winkel entspricht. Von 6 Minuten Rotation angefangen wird der Winkelabstand größer; wir erinnern uns aber, daß die entsprechenden Versuche keine Kompensation, sondern eine Reaktion ergaben, die auf zuviel Licht schließen ließ. Dasselbe gilt für die errechneten Werte von k der Parabel, die sich mit Ausnahme des ersten ziemlich konstant halten (um 2000), gegen Ende dem zu großen y (Lichtzeit) entsprechend jedoch stark sinken. Ich bemühte mich daher abermals, für die betreffenden Rotationszeiten die kompensierenden Lichtmengen zu finden. Wiewohl nun tatsächlich bei sehr vielen Versuchen Kompensation erzielt wurde, möchte ich mit Rücksicht auf die lästigen Stromschwankungen, die gerade in dieser Zeitperiode immer wieder den Versuchen den sicheren Boden entzogen, mit der Entscheidung noch zurückhalten, ob es sich in unserem Falle um eine Sinuskurve oder um eine Parabel handelt.

Tatsache ist jedoch, daß die Belichtungszeit Stufe für Stufe zur Erzielung der Kompensation zunächst **einer parabelähnlichen Kurve** entsprechend um ein Bedeutendes zunehmen muß.

Durch das in allen Versuchen nachweisbare gleiche Verhalten der Keimlinge des innersten und des mittleren Kreises ist zudem gezeigt, daß diese gesetzmäßige Zunahme der Belichtungsdauer unabhängig ist von der absoluten Größe der sich wechselseitig kompensierenden Reizintensitäten, daß das Gesetz demnach auch für Lichtintensitäten gelten muß, welche die normale Schwerewirkung (g) kompensieren. Liegen Intensitäten, die in bestimmter Dauer einander einmal kompensieren,

vor, so ist für die Fortdauer der Reizung das mitgeteilte Zeitgesetz zur Erzielung äquivalenter Reaktionen gültig.

Eine andere Frage ist, ob bei konstanter Reizdauer auch für die Reizintensitäten gesetzmäßige Beziehungen sich aufdecken ließen. Das zu entscheiden, bleibt weiterer Forschung vorbehalten. Doch scheint mir mit Rücksicht auf meine Versuche die Sache nicht unwahrscheinlich. Bekanntlich standen sich in den Kompensationsversuchen folgende Reizintensitäten gegenüber: 8,2 g und 307,0 MK; 16,5 g und 400,0 MK. Die Intensitäten der Massenwirkung verhielten sich demnach wie 1 : 2, die kompensierenden Lichtintensitäten wie 3 : 4[1]).

Welche möglichen Folgerungen ergeben sich nun rücksichtlich der Kompensation bei weiter fortschreitender Reizung?

Wenn das mitgeteilte Verhalten der Sinuskurve weiterhin folgte (was nicht sicher ist), so besagte das folgendes: Die zur Erzielung der Kompensation bei gleichzeitiger antagonistischer Massenwirkung nötige Belichtungszeit nimmt von Stufe zu Stufe in kleinerem Verhältnis zu, das Verhältnis der betreffenden Zeitdifferenzen nähert sich entsprechend den Werten von $1 - \cos \alpha$ dem Exponenten 1. Damit könnte aber der Zustand erreicht sein, in welchem zur Erhaltung des Gleichgewichtes Licht- und Massenreiz gleichmäßig weiterwirken müssen: die Kompensation bei Dauerreizung mit konstanten Intensitäten. Sie wurde bekanntlich von Guttenberg für die normale Schwerkraftswirkung und entsprechend kleine Lichtintensitäten nach einigen tropistischen Bewegungen erzielt; meine Versuche zeigen, wieso Kompensationen von allem Anfange an hierbei ausgeschlossen sind. Wollte man bei Dauerreizung jeden tropistischen Effekt unterdrücken, so müßte die Lichtmenge anfänglich dem aufgedeckten Gesetze entsprechend dosiert werden, was vorderhand technisch undurchführbar ist.

Die festgestellten Beziehungen zwischen der zeitlichen Dauer des Licht- und Massenreizes gelten nun selbstverständlich nicht für die Kompensation allein, sondern für jede andere resultierende Reaktion. Wir werfen einen Blick auf die Tabelle S. 178 und sehen, wie auch die an den Kompensationspunkt beiderseits grenzenden äquivalenten Reaktionen Stufe für Stufe gesetzmäßig ver-

1) Ich habe die vielen mit verschiedenem Radius und verschiedener Entfernung von der Lichtquelle durchgeführten Versuche eingehend, aber immer vergeblich auf eine weitere Gesetzmäßigkeit rücksichtlich des wechselseitigen Intensitätsverhältnisses geprüft.

schoben werden. Danach wäre jede endgültige Lage der *Avena*-Koleoptile bei andauernder Licht- und Massenwirkung erst nach mehreren Schwankungen erreichbar, und wir begreifen, wie andererseits jede Änderung in der relativen Intensität der Reize eine Verschiebung des Gleichgewichtes hervorrufen muß.

VII. Wie kommt die Kompensation zustande? — Weitere Fragestellungen.

Auf S. 189 findet sich eine Möglichkeit für die Sistierung jeder Krümmungsbewegung bei antagonistischer Licht- und Massenwirkung erörtert. Auf Grund der Ergebnisse, die in Abschnitt I dargelegt sind und die gezeigt haben, daß ein und derselbe Massenimpuls durch verschiedene Lichtmengen kompensierbar ist, erscheint es fraglich, ob jede Kompensation durch ein gleiches wechselseitiges Ineinandergreifen erzielt wird. Wenn wir das wellenförmige An- und Absteigen des tropistischen Effektes bei zunehmender Lichtmenge ins Auge fassen und uns vorstellen, daß ausschließlich jene inneren, durch Licht induzierten Vorgänge auf den tropistischen Massenimpuls wirken, die schließlich in der phototropischen Krümmung sich offenbaren, und für die der Grad der Krümmung als entsprechendes Maß angesehen werden könnte: so wäre stets die gleiche Kompensationsform allerdings möglich. Nun ist aber ein solches Verhalten der durch Licht induzierten Vorgänge schon deshalb ausgeschlossen, weil wir zeigen konnten, daß der tropistische Lichteffekt durch Absorption von Lichtenergie zur Unterdrückung geotropischer Krümmungen steigerbar ist. Das sagt uns, daß nicht nur die letzten, auf die schließliche Bewegung hinzielenden, durch Licht induzierten Vorgänge (nennen wir sie kurz „motorische“ Vorgänge) und die entsprechenden durch Massenimpuls induzierten Veränderungen wechselseitig wirken, sondern daß in gewissen, uns nicht näher bekannten Fällen vorhergehende Änderungen (prämotorische Vorgänge) beeinflußbar sind. Dazu kommt noch folgendes: Nicht nur ein und derselbe Massenimpuls kann durch verschiedene Lichtmengen, sondern auch umgekehrt ein und dieselbe Lichtmenge kann durch Massenimpulse von verschiedener Dauer kompensiert werden. 15,78 Sekunden Belichtung von bekannter Intensität kompensieren nicht nur eine Rotation von der Dauer einer Minute, sondern auch, wie die

Tabelle auf S. 178 zeigt, eine solche von 3 Minuten. Hier kommt mit Rücksicht auf die experimentell erwiesene stetige Zunahme des motorischen Effektes bei Ausdehnung des Massenreizes eine gleiche Kompensationsform ganz und gar nicht in Betracht.

Nach den bisherigen Erfahrungen scheint mir neben der schon einmal (S. 189) erörterten Kompensationsmöglichkeit (Reduktion des motorischen Lichteffektes auf θ durch entsprechende Lichtabsorption in der prämotorischen Phase) noch folgende Form der Kompensation möglich: Wechselseitige Beeinflussung während der prämotorischen Phase derart, daß parallele motorische Vorgänge resultieren, die zeitlich und dynamisch vollkommen gleichwertige und gegensinnige Effekte zum Ziele haben. Es wird die Aufgabe weiterer Forschung sein, nach einem Gesetze für den Eintritt der Kompensationspunkte bei gleich bleibender Massenwirkung und sich verändernder Lichtmenge zu suchen, die verschiedenen Kompensationspunkte durch Grenzreaktionen zu charakterisieren und ihre Verschiebung bei Zunahme der Massenwirkung festzustellen.

Wir wissen, daß der wellenförmige Verlauf des tropistischen Effektes zunehmender Lichtmengen nicht beim Nullpunkte stehen bleibt, sondern bei gewissen Lichtmengen in die negative Reaktion umschlägt. Versuche werden zu zeigen haben, ob auch die negative Reaktion durch Lichtabsorption, wie sie in Abschnitt V nachgewiesen wurde, verändert, vor allem in eine positive Reaktion umgewandelt werden kann. Schließlich muß noch geprüft werden, ob das Licht, das in unseren Versuchen durch seinen einseitigen Einfall als tropistisches Agens charakterisiert ist, zur Erzielung äquivalenter Reaktionen durch allseitiges Licht ersetzt werden kann und wieviel davon ersetzbar ist. Erst die Aufdeckung von Gesetzmäßigkeiten in den angeführten Beziehungen wird es gestatten, mit Erfolg zu den Theorien der Tropismen Stellung zu nehmen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Nicht nur Grad und Sinn der phototropischen Krümmung ist von der zugeführten Lichtmenge abhängig, sondern auch die Dauer der Nachwirkung. Sie wird mit steigender Lichtmenge bald verlängert, bald verkürzt. — Die näheren Beziehungen wurden nicht untersucht.

2. Ein Massenimpuls von bestimmter Intensität und Dauer läßt sich durch verschiedene, parallel und gegensinnig zugeführte Lichtmengen vollkommen kompensieren: so die Wirkung von 16,5 g durch 60 Sekunden von Lichtmengen, die sich verhalten wie 1 : 4 : 8.

3. Massenimpulse höherer Intensität unterdrücken die Perzeption und den tropistischen Effekt von Lichtmengen, die sich den bekannten phototropischen Schwellenwerten der *Avena*-Koleoptile nähern, nicht.

4. Die Wirkung zunehmender Belichtung ist für jede Stufe zeitlich wachsender antagonistischer Massenreize eine gleichartige. Die Reaktionen pendeln um scharf charakterisierte Punkte. Diese sind die völlige Kompensation und die Unterdrückung eines der beiden tropistischen Effekte.

5. Wird ein bestimmter durch gleiche Grenzreaktionen charakterisierter Kompensationspunkt ins Auge gefaßt, so zeigt sich, daß bei Verlängerung der Massenwirkung eine entsprechende Verlängerung der Belichtung zur Erzielung äquivalenter Reaktionserfolge notwendig ist.

6. Die Kompensation ist ein sehr empfindliches Maß für Lichtmengen: sie wurde durch 3,07 bis 6,14 MKS alteriert.

7. Innerhalb der geprüften Grenzen ist zur Erzielung äquivalenter Reaktionen die zeitliche Verteilung der Lichtzufuhr nicht maßgebend, es kommt bloß die Lichtsumme in Betracht.

8. Durch Verbrauch von Lichtenergie bei der Unterdrückung der auf Grund des Massenreizes angestrebten Bewegung wird in bestimmten Fällen der tropistische Lichteffekt selbst erhöht. Auch bei optimalen phototropischen Krümmungen kann demnach der Geotropismus mitbeteiligt sein.

9. Liegen Reizintensitäten, die bei bestimmter kurzer Dauer einander kompensieren, vor, so ist für die Fortdauer der Reizung bei konstanter beiderseitiger Intensität folgendes Zeitgesetz gültig: Die Belichtungszeit, die zur Kompensation einer antagonistischen, von Stufe zu Stufe um eine Minute fortschreitenden Masseneinwirkung nötig ist, nimmt von Stufe zu Stufe um ein Bedeutendes zu. Die Kompensationspunkte liegen auf einer Parabel oder parabelähnlichen Kurve.

10. Das angeführte Gesetz ist unabhängig von der absoluten Größe der sich wechselseitig kompensierenden Reizintensitäten; es wurde für zwei Intensitätenpaare richtig befunden: hierbei verhielten sich die Intensitäten der Massenwirkung wie 1 : 2, die des Lichtes wie 3 : 4.

11. Die Kompensation eines bestimmten Massenimpulses durch verschiedene Lichtmengen kann unmöglich in jedem Falle auf gleichartige innere Vorgänge zurückgeführt werden.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität,
im August 1914.

Physiologische Fragmente aus einem tropischen Urwald.

Von

F. C. von Faber.

Die Lebenserscheinungen tropischer Pflanzen sind, verglichen mit denen der im gemäßigten Klima wachsenden, bisher nur dürftig studiert worden. Am meisten trifft dies für die Pflanzen im tropischen Urwald zu, wo sie eingehenderen und längeren Untersuchungen naturgemäß schwer zugänglich sind. Aus diesem Grunde habe ich versucht, über einige physiologische Fragen Anhaltspunkte zu gewinnen. Sollen wir aber aus solchen Beobachtungen Rückschlüsse auf die Ökologie ziehen können, so ist die erste Bedingung, die Pflanzen an ihrem natürlichen Standort zu untersuchen: besonders der tropische Urwald will als ein großes Ganzes aufgefaßt werden.

Der Urwald von Tjibodas, man könnte ihn mit Recht den ewig feuchten Wald nennen, am Ostabhang des Vulkans Gedeh gelegen, auf einer Höhe von etwa 1400 m aufwärts sich hinziehend, bietet, dank dem Urwaldgarten mit seinem gut eingerichteten Laboratorium, die denkbar günstigsten Verhältnisse für ein derartiges Studium.

Für verschiedene physiologische Beobachtungen ist der Wald von Tjibodas besonders geeignet, da sein Klima überaus gleichmäßig ist, wie es vielleicht nirgends anders gefunden werden dürfte.

Während dreier Jahre habe ich dort, mit größeren und kleineren Unterbrechungen, Beobachtungen angestellt, die natürlich auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen können, denn zu dem Zwecke hätte man sich ständig in Tjibodas etablieren müssen.

An dieser Stelle nun seien einige dieser Fragmente zur Physiologie der Urwaldpflanzen kurz mitgeteilt; später hoffe ich im Zusammenhang mit den Buitenzorger Studien darauf zurückzukommen.

Als Ausgangspunkt der Beobachtungen dient die Kenntnis des Klimas vom Urwald. Diese ist tatsächlich noch sehr lückenhaft, da genauere meteorologische Wahrnehmungen im Inneren des Waldes niemals angestellt wurden. Die Aufzeichnungen im Berggarten von Tjibodas, der an den Urwald grenzt, können leider nicht für den Urwald selbst gelten, weil der Berggarten offen liegt, an den freien, hauptsächlich mit Reisfeldern bebauten Abhang des Gedeh grenzt und sein Kleima dadurch beeinflußt wird. Die Temperatur und Luftfeuchtigkeit besonders sind größeren Schwankungen unterworfen, als dies in dem angrenzenden Urwald der Fall ist. Für einwandfreie Beobachtungen also sind die meteorologischen Wahrnehmungen des Gartens nicht zu gebrauchen, so daß ich gezwungen war, selbst die nötigen Beobachtungen anzustellen.

Die hier folgende Tabelle mag das Klima des Urwalds von Tjibodas einigermaßen charakterisieren[1]).

1912 Monat	Lufttemperaturen in C°						Regenmenge in mm		Mittlere relative Feuchtigkeit der Luft in %	
	Mitteltemperatur		Mittleres Maximum		Mittleres Minimum					
	1912	1913	1912	1913	1912	1913	1912	1913	1912	1913
Januar . . .	17,7	17,9	19,4	19	15,1	14	335	330	98	97
Februar . .	18,3	17,8	19,6	19,8	15,2	15,6	340	296	97	97
März . . .	17	17,4	20,2	19,4	15,8	15,4	378	335	96	97
April . . .	18,5	17,2	21	20,2	14,8	15,2	322	386	97	96
Mai	17,2	16,9	20,4	20,7	14,3	14,8	389	220	96	96
Juni . . .	18	17,3	20	21,2	14	14,5	298	156	95	96
Juli	18,5	18,6	21,4	21	14,5	14,2	312	95	96	94
August . . .	17,8	17	20,4	21,3	13,7	14,1	298	196	93	92
September . .	18,9	18,4	20,2	20,4	13,5	13,6	276	296	94	94
Oktober . .	17,4	18	19,4	20,2	14,3	13,8	256	277	96	95
November . .	18,2	18,4	20,1	20	14,2	14,4	370	340	96	97
Dezember . .	18,4	17,8	20,2	19,6	13	14,6	398	350	98	97

Hieraus geht hervor, daß das Klima des Urwaldes außerordentlich gleichmäßig ist.

1) Die Temperaturen und die Luftfeuchtigkeit wurden mittels selbstregistrierender Apparate aufgenommen, die Regenmessungen geschahen mit einem gewöhnlichen Regenmesser. Die Messungen wurden auf ca. 1500 m Höhe über dem Meere angestellt.

Die täglichen Schwankungen gehen aus einigen in der feuchtesten Zeit gewonnenen Zahlen hervor:

Dezember 1912	Luftfeuchtigkeit in %		Lufttemperatur in C°	
	5^h pm — 9^h am	9^h am — 5^h pm	Minimum	Maximum
3.	98	95	13,2	17,2
4.	99	97	12,8	18
5.	98	96	13	17
6.	98	95	14,8	18,8
7.	99	98	12,6	19,4
8.	96	95	13,8	19,6
9.	99	98	13,2	19,3
10.	98	99	12,4	19
11.	100	96	13,1	18,2
12.	97	95	14	19
13.	98	95	13	19,8
14.	99	96	13,5	19,4

Eine wichtige Rolle für die Lebensverhältnisse spielen vielfach die Lichtverhältnisse. Leider sind exakte photometrische Bestimmungen im tropischen Urwald meines Wissens bisher nicht angestellt worden; sie dürften aber doch zweifellos Interesse beanspruchen. Da es mir nicht möglich war, solche Bestimmungen nach der exakten Methode von Bunsen-Roscoe auszuführen, wie Wiesner[1]) dies für Buitenzorg getan hat, so versuchte ich mit einer allerdings ziemlich rohen Methode mich wenigstens einigermaßen zu orientieren und zwar mittels des einfachen Aktinometers von Wynne.

Die Messungen und Experimente geschahen im Unterholz, dort wo die krautigen Pflanzen wachsen und zwar stets im Schatten, der an diesen Stellen vorherrschend ist. Nur ab und zu werden die Pflanzen spärlich von der Sonne beschienen. Die trüben Tage sind in der feuchtesten Zeit (Oktober—März) vorherrschend, selbst die Morgenstunden sind dann häufig dunkel. In der trockneren Zeit (April—September) ist der Morgen häufig heiter, der Nachmittag aber häufig trüb und regnerisch.

---

1) J. Wiesner, Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig 1907 und Beitr. zur Kenntnis des photochemischen Klimas von Wien, Kairo und Buitenzorg. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. 64, 1896.

Die nachfolgende Tabelle gibt die Aktinometerzeiten um 9 Uhr morgens, 12 Uhr mittags und 4 Uhr nachmittags, als Mittel aus 10 Messungen an.

Ort der Messung	Trüb, ab und zu regnerisch			Greller Wolkenhimmel			Sonnig		
	9h	12h	4h	9h	12h	4h	9h	12h	4h
Im tiefen Schatten	40 m	25 m	60 m	28 m	19 m	45 m	16 m	4 m	8 m
Am Waldweg . .	6 „	4 „	18 „	3 „	1 „	6 „	1 „	1 3/4 „	70 „
An einer breiten, offenen Stelle .	2 „	1 „	2 „	40 Sek.	25 Sek.	55 Sek.	20 Sek.	12 Sek.	28 Sek.

Zunächst galt es, einige Anhaltspunkte über die Transpiration der krautigen Urwaldgewächse zu erhalten, die bis jetzt so gut wie ganz fehlen.

Als Objekte für die verschiedenen Versuche wurden unter den krautigen Pflanzen folgende gewählt: *Cyrtandra picta* Bl. (Gesneriaceae), *Begonia robusta* Bl. (Begoniaceae), *Campanumaea javanica* Bl. (Campanulaceae), *Trichosporum Horsfieldii* Ktz. (Gesneriaceae), *Gomphostemma javanicum* (Bl.) Bth. (Labiatae), *Scutellaria discolor* Colebr. (Labiatae), *Pilea angulata* Bl. (Urticaceae), *Elatostemma acuminatum* Brogn., *E. nigrescens* Mig. (Urticaceae), *Peperomia sp. (tjibodasana?), P. laevifolia* (Bl.) Miq. (Piperaceae), *Impatiens javensis* Steud. (Balsaminaceae), *Coleus sp. (galeatus?)* (Labiatae), *Sanicula montana* Reinw. (Umbelliferae), *Argostemma montana* Bl. (Rubiaceae).

Von kleinen strauchartigen Formen im Unterholz: *Hypericum Hookerianum* W. et Arn. (Guttiferae), *Acronichia laurifolia* Bl. (Rutaceae), *Medinilla laurifolia* Bl. (Melastomataceae), *Melastoma setigerum* L. (Melastomataceae), *Solanum verbascifolium* L. (Solanaceae), *Strobilanthes filiformis* Bl. (Acanthaceae), *Rubus lineatus* Reinw. (Rosaceae).

Im allgemeinen neigt man zu der Annahme, daß die Transpiration eine geringe sein muß, besonders da die Luftfeuchtigkeit eine sehr hohe ist.

Wiesner[1]) hebt hervor, daß eine „enorme Transpiration selbst bei der hohen Luftfeuchtigkeit in den Tropen sich einstellen kann und sich immer einstellt, wenn die Organe insoliert sind usw."

1) J. Wiesner, Untersuchungen über die mechanische Wirkung des Regens auf die Pflanze. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XV, S. 2—77.

Wiesner stützt sich dabei auf die Beobachtungen in Buitenzorg, wo die Luftfeuchtigkeit noch nicht einmal so hoch ist als im Urwald von Tjibodas; dagegen muß der Umstand berücksichtigt werden, daß im dichten Urwald nur selten eine Insolation stattfindet.

Zwecks Ermittlung der Transpirationsgröße wurden die Versuchsobjekte in Töpfe gepflanzt und erst, nachdem sie gut angewurzelt waren, zum Versuch verwendet. Dazu kamen sie in gut schließende Zinkbehälter, die eine Verdunstung anderer Teile als der oberirdischen ausschlossen. Die so präparierten Pflanzen wurden im Urwald an ihrem natürlichen Standort auf eine empfindliche Wage gebracht und in bestimmten Zeitabschnitten gewogen[1]).

Aus einer Reihe von Versuchen gebe ich hier nur die am meisten charakteristischen zahlenmäßig an:

10. Januar 1912. ***Elatostemma acuminatum.***

Die Pflanze besaß 8 ausgebildete Blätter und, wie die nachträgliche Bestimmung lehrte, ein Lebendgewicht von 48 g und eine Gesamtoberfläche der transpirierenden Organe von ca. 80 qcm. Die Temperatur schwankte zwischen 18,9° bis 19° C, relative Feuchtigkeit der Luft 99%. Das Wetter war trüb, das Licht annähernd konstant.

Die Pflanze gab ab:

Von 9—10 Uhr	a. m.	. . 0,02	g Wasserdampf
„ 10—11 „	„	. . 0,03	„ „
„ 11—12 „	„	. . 0,01	„ „
„ 12— 1 „	p. m.	. . 0,021	„ „
„ 1— 2 „	„	. . 0,022	„ „
„ 2— 3 „	„	. . 0,02	„ „

Es betrug also die Transpiration pro qcm im Mittel während 6 Stunden etwas mehr als 0,001 g.

21. Januar 1912. ***Cyrtandra picta.***

Die Pflanze 4 besaß ausgewachsene Blätter mit einem Lebendgewicht der transpirierenden Organe von ca. 160 g und einer Oberfläche von ca. 120 qcm. Die Temperatur schwankte während des Versuches zwischen 18,4° bis 18,6° C, relative Feuchtigkeit der Luft 97%. Das Wetter war trübe, die Beleuchtung annähernd konstant.

1) Zur Bestimmung der Transpirationsverluste kam eine empfindliche Transpirationswage in Anwendung.

Die Pflanze gab ab:

Von 9—10 Uhr a. m.	. .	0,05 g Wasserdampf
„ 10—11 „ „	. .	0,05 „ „
„ 11—12 „ „	. .	0,04 „ „
„ 12— 1 „ p. m.	. .	0,03 „ „
„ 1— 2 „ „	. .	0,03 „ „
„ 2— 3 „ „	. .	0,04 „ „

Es betrug also die Transpiration pro qcm während 6 Stunden im Mittel 0,002 g.

23. Januar 1912. ***Impatiens javensis.***

Die Pflanze besaß 5 ausgewachsene und 3 junge Blätter, ein Lebendgewicht der oberirdischen Teile von 18,2 g und eine Oberfläche der Transpirationsorgane von ca. 50 qcm. Die Lufttemperatur schwankte zwischen 17,8° bis 17,3° C; relative Feuchtigkeit der Luft 95%. Die Beleuchtung war wechselnd, da die Sonne ab und zu schien, ohne aber die Pflanze direkt zu bestrahlen.

Die Pflanze gab ab:

Von 9—10 Uhr a. m.	. .	0,01 g Wasserdampf
„ 10—11 „ „	. .	0,04 „ „
„ 11—12 „ „	. .	0,08 „ „
„ 12— 1 „ p. m.	. .	0,10 „ „
„ 1— 2 „ „	. .	0,02 „ „
„ 2— 3 „ „	. .	0,01 „ „

Die Transpiration betrug während 6 Stunden im Mittel pro qcm 0,005 g.

16. Dezember 1912. ***Strobilanthes filiformis.***

Eine junge Pflanze mit 7 ausgewachsenen und 5 jungen Blättern, deren Lebendgewicht, wie die nachträgliche Bestimmung lehrte, 60,8 g betrug, mit einer Gesamtoberfläche der transpirierenden Organe von ca. 180 qcm. Die Temperatur schwankte zwischen 18,2° bis 18,3° C; relative Luftfeuchtigkeit 95%. Die Beleuchtung der Pflanze wechselte sehr, da die Sonne ab und zu durch die Wolken kam.

Die Pflanze gab ab:

Von 8—9 Uhr a. m.	. .	0,031 g Wasserdampf
„ 9—10 „ „	. .	0,02 „ „
„ 10—11 „ „	. .	0,091 „ „

Von 11—12 Uhr a. m. . . 0,14 g Wasserdampf
„ 12—1 „ p. m. . . 0,056 „ „
„ 1—2 „ „ . . 0,02 „ „

Es betrug die Transpiration also während 6 Stunden im Mittel pro qcm ca. 0,02 g.

Diese wenigen Angaben genügen, um zu beweisen, daß die Transpiration der krautigen und strauchartigen Urwaldpflanzen tatsächlich im tiefen Schatten, also an ihrem natürlichen Standort, sehr gering ist. Die letzten beiden Beispiele zeigen außerdem erhebliche Schwankungen der Transpirationswerte. Da die Temperatur während der in Frage kommenden kurzen Zeitabschnitte und auch die Luftfeuchtigkeit keine nennenswerten Schwankungen zeigten, so könnten die Schwankungen der Transpirationswerte vermutlich nur durch die wechselnde Beleuchtung verursacht worden sein. Diese Annahme findet ihre Bestätigung, wenn wir für die letzten beiden Versuche die Unterschiede in der Beleuchtungsintensität berücksichtigen. So finde ich für den Versuch vom 23. Januar (Versuch mit *Impatiens javensis*) die Beobachtung notiert, daß von 9 bis kurz nach 10 Uhr a. m. die Beleuchtung infolge der Bewölkung nur schwach war, während kurz nach 10 bis ca. 1/2 1 Uhr p. m. die Sonne schien und daher auch die Beleuchtung im Unterholz intensiver wurde; die Nachmittagsstunden waren wieder trübe. Vergleicht man diese Angaben mit den Zahlen im Versuch, so geht der Einfluß der intensiveren Beleuchtung unzweifelhaft hervor. Auch der Versuch vom 16. Dezember (mit *Strobilanthes filiformis*) zeigt den Einfluß der Beleuchtung auf die Transpiration. An dem Tage kam nämlich die Sonne erst kurz vor 11 Uhr a. m. aus den Wolken, während es 10 Minuten nach 12 Uhr p. m. wieder trübe wurde. Auf diese nur kurz andauernde Steigerung der Intensität der Beleuchtung reagiert die Pflanze schon mit einer merkbaren Steigerung der Transpiration. Auf diese Weise kann die Verdunstung an sonnigen Tagen trotz des stark herabgeminderten Lichts im Unterholz größere Werte erreichen, als man dies anfänglich vermuten würde. Es ist daher auch anzunehmen, daß die Transpiration während der trockneren Zeit bedeutend größere Werte erreichen kann als in der feuchtesten Zeit des Jahres.

Es gelang, eine Anzahl Pflanzen mit Beibehaltung ihrer natürlichen Standorte im Unterholz vergleichsweise an einem trüben

und an einem heiteren, sonnigen Tage zu untersuchen; die Resultate waren folgende:

	Wasserdampfabgabe[1]) Trübes Wetter	Heiteres, sonniges Wetter
Trichosporum Horsfieldii[2]) . .	0,005 g	0,014 g
Gomphostemma javanicum[3]) .	0,003 „	0,012 „
Trichosporum Horsfieldii[4]) . .	0,002 „	0,018 „
Begonia robusta[5])	0,008 „	0,022 „

Aus diesen Beobachtungen, die durch weitere Versuche ausgedehnt werden könnten, läßt sich mit großer Sicherheit der Schluß ziehen, daß die krautigen und strauchartigen, im tiefen Schatten des Urwalds lebenden Pflanzen hinsichtlich ihrer Transpiration von der Beleuchtung sehr abhängig sind. Die Wasserdampfabgabe kann im Urwald schon durch geringe Steigerung der Intensität des diffusen Lichtes beträchtlich gefördert werden. Wiesner[6]) sagt mit Recht, daß man bei der Beurteilung der Transpirationsverhältnisse der Pflanzen des heißfeuchten Tropengebietes gewöhnlich nur an die dort herrschende, zumeist enorm hohe Luftfeuchtigkeit denke und dabei die von ihm schon seit langer Zeit konstatierte Steigerung der Verdunstung grüner Pflanzenteile im Lichte, infolge Umsetzung des in das Chlorophyll einstrahlenden Lichtes in Wärme, vergesse. Ob hier allerdings nur die Wärme eine Rolle spielt oder das Licht noch eine andere spezifische Wirkung ausübt, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Gewöhnlich wird im Leben der Urwaldpflanzen stets mit Recht an den Kampf um das Licht gedacht, wobei man dann aber stets

1) Während 6 Stunden im Mittel pro qcm berechnet.

2) Eine Pflanze mit 6 ausgewachsenen Blättern; Lebendgewicht 60 g; Oberfläche ca. 90 qcm; Temperatur 18° bis 18,2° C; relative Feuchtigkeit 96 % bei trübem, 94 % bei heiterem Wetter.

3) Mit 8 ausgewachsenen und 3 jungen Blättern; Lebendgewicht 46 g; Oberfläche 70 qcm; Temperatur 18,6° bis 18,8° C; relative Feuchtigkeit 98 % bei trübem und 96 % bei heiterem Wetter.

4) Mit 7 ausgewachsenen Blättern; Lebendgewicht 52 g; Oberfläche ca. 80 qcm; Temperatur 17,4° bis 17,7° C; relative Feuchtigkeit 98 % bei trübem und 96 % bei heiterem Wetter.

5) Mit 4 ausgewachsenen und 2 kleinen Blättern; Lebendgewicht 48 g; Oberfläche 130 qcm; Temperatur 18,8° bis 19,3° C; relative Feuchtigkeit 96 % bei trübem und 94 % bei heiterem Wetter.

6) A. a. O., S. 325.

die Bedeutung des Lichtes für die Assimilation im Auge hat. Dieser Kampf gewinnt nach dem oben Angeführten noch mehr an Bedeutung, wenn man dabei auch die fördernde Wirkung des Lichtes auf die Transpiration in Betracht zieht.

Während beim tropischen Laubblatt, das „vorzugsweise dem intensiven, tropischen Sonnenlicht angepaßt zu sein scheint" (Haberlandt), die geringe Steigerung an Intensität des diffusen Lichtes keine merkbare Wirkung auf die Transpiration ausübt, ist dies, wie wir gesehen haben, wohl mit dem Laubblatt der krautigen und strauchartigen Urwaldpflanzen der Fall. Diese Fähigkeit, auf schwache Lichtintensitätssteigerung mit einer stärkeren Transpiration zu reagieren. ist allerdings eine der zweckmäßigsten Anpassungen in der tropischen Natur. Die Pflanzen sind dabei trotz der sehr erschwerten Transpirationsbedingungen doch noch imstande, den nötigen Wasserdampf abzugeben.

Wie verhalten sich nun die krautigen und strauchartigen Pflanzen hinsichtlich der Regulation ihrer Transpiration: von vornherein dürfte es wenig wahrscheinlich erscheinen, daß sie tatsächlich einer solchen bedürfen. Wie die Untersuchung ergibt, ist auch von einem Spaltenverschluß bei ihnen keine Rede, auch bei beginnendem Welken tritt er nicht ein. Stahl[1]) weist schon auf die Tatsache hin, daß manche erdbewohnende Stauden der feuchten tropischen Wälder das Kobaltpapier bis zum völligen Eintrocknen verfärben.

Fehlenden Spaltenverschluß fand ich unter den hier lebenden Pflanzen bei *Amaranthus sp.*, *Gomphostemma javanicum*, *Procris frutescens*, *Pilea trinerva*. *Elatostemma acuminatum*, *Cyrtandra picta*, *Impatiens javensis*, *Begonia robusta*, *Peperomia laevifolia*, *Strobilanthes filiformis* u. a. Der fehlende Spaltenverschluß würde auch des Nachts eine, wenn auch nur geringe Transpiration ermöglichen, doch die meist sehr hohe Luftfeuchtigkeit (bis zum Sättigungsgrad) und vor allem das Fehlen des Lichtes verhindert eine Abgabe von Wasserdampf. Bei einer Reihe von Vertretern des Urwalds ist dagegen eine Ausscheidung flüssigen Wassers wohl wahrzunehmen. Eine Guttation wurde sowohl unter den Kräutern als auch unter den Sträuchern gefunden. Sicher wurde sie nachgewiesen bei *Impatiens javensis*, *Amaranthus sp.*, *Elatostemma acuminatum*,

---

1) E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg., 1894, Bd. I, S. 123.

Peperomia-Arten, *Cyrtandra picta, Scutellaria discolor, Strobilanthes filiformis, Medinilla laurifolia, Melastoma sp., Polygonum sp.* Diese kurze Liste dürfte durch eine diesbezügliche spezielle Untersuchung noch erheblich bereichert werden.

Das Ausscheiden flüssigen Wassers findet man in der feuchtesten Zeit nicht allein des Nachts, sondern häufig auch am Tage, wenn die Luftfeuchtigkeit, wie es nicht selten zu dieser Zeit passiert, den Sättigungsgrad erreicht.

Die Menge des ausgeschiedenen Wassers, durch Wägungen genauer festgestellt, ist verglichen mit der Transpiration bedeutend größer. So verliert *Elatostemma acuminatum* am Tage bei trübem Wetter während 6 Stunden im Mittel pro qcm 0,002 g Wasserdampf, während dreier Nachtstunden (1—4 Uhr a. m.) 0,018 g Wasser im Mittel pro qcm: *Peperomia laevifolia* verlor am Tage im Mittel pro qcm während 5 Stunden ca. 0,004 g Wasserdampf, dagegen während 4 Stunden (1,50—6 Uhr a. m.) in der Nacht nicht weniger als 0,026 g Wasser im Mittel pro qcm: *Cyrtandra picta* schied am Tage während 6 Stunden 0,002 g pro qcm Wasserdampf und nachts während derselben Anzahl Stunden 0,048 g im Mittel pro qcm Wasser aus. Wenn auch eine Anzahl dieser Gewächse das Wasser aus Hydathoden ausscheiden, so preßt doch eine nicht unbeträchtliche Anzahl von solchen das Wasser aus den gewöhnlichen Spaltöffnungen. Als solche führe ich an: *Pilea angulata, Peperomia laevifolia, Impatiens javensis, Scutellaria discolor, Elatostemma acuminatum, Cyrtandra picta, Argostemma montana.* Ein unverkennbares Verhältnis besteht zwischen Transpiration und Guttation; Pflanzen, die am Tage wegen ungünstiger Witterung nur wenig Wasser durch Transpiration verloren haben, zeigen eine starke Guttation, umgekehrt hat eine ausgiebigere Transpiration auch eine geringere Guttation zur Folge. Nach alledem wird man die Annahme machen können, daß die Guttation eine Art Ersatz für die geringe Transpiration darstellt. Die Pflanze sucht eben auf eine andere Weise die notwendige Wasserbewegung zu beschleunigen, wenn die normale Transpiration zu gering ist. Aus demselben Grunde dürften auch die submersen Pflanzen in der Ausscheidung flüssigen Wassers einen Ersatz für die fehlende Transpiration besitzen[1]).

1) Vgl. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, S. 246.

Die physiologische Bedeutung wurde bekanntlich von einigen Forschern (Volkens, Reinitzer) im Hinblick auf die großartige Fülle der Vegetation im dauernd dunstgesättigten Raum und des feuchtwarmen tropischen Urwalds in Frage gezogen. In bezug auf die krautartigen Pflanzen des tropischen Urwalds wurde hier oben schon die geringe Abgabe von gasförmigem Wasser und die ausgiebigere Ausscheidung von flüssigem Wasser betont. Fassen wir den Begriff „Transpiration" im weiteren Sinne auf und verstehen wir darunter die Wasserabgabe sowohl in gasförmiger als in flüssiger Form, so müssen wir gestehen, daß die Transpiration der Urwaldgewächse nicht so gering ist, als man dies anfänglich vermuten würde, und daß bei diesen Pflanzen doch für die notwendige ausgiebige Wasserbewegung gesorgt ist. Die im ewig feuchten Wald lebenden Pflanzen besitzen natürlich auch verschiedene Einrichtungen zur Förderung der Transpiration. Eine sehr auffallende Form derselben sind die sog. Träufelspitzen, ein, wie Stahl[1]) richtig bemerkt, charakteristisches Merkmal der regenreichen westjavanischen Flora.

Daß die Träufelspitzen tatsächlich das Ablaufen des Wassers von der Blattspreite befördern, unterliegt keinem Zweifel. Wie Stahl nachwies, setzt die langsame Verdampfung des Wassers auf der Blattoberfläche die Temperatur des Blattes herab und beeinträchtigt mithin wesentlich die Wasserdampfabgabe durch die Spaltöffnungen. Ich möchte hier noch auf die Möglichkeit hinweisen, daß die auf der Oberfläche der Blätter befindliche Wasserschicht das Licht reflektiert, also die Absorption der Licht- und Wärmestrahlen herabsetzt und damit auch die Transpiration vermindert. Ein Wasserüberzug kann, wie Baumert[2]) nachwies, die Gesamtmenge der auf das Blatt fallenden Lichtstrahlen um etwa 10—20% schwächen. Diese Verminderung der Lichtintensität ist für die in so ungünstigen Lichtverhältnissen lebenden Pflanzen sicher von großer Bedeutung.

Auf die Bedeutung der Träufelspitzen für die Assimilation komme ich später noch zu sprechen.

---

1) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. XI, 1893, S. 98.

2) K. Baumert, Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Cohns Beiträge z. Biol. d. Pfl., Bd. 9, 1909, S. 83.

Soeben wurde schon auf die häufige Erscheinung des Saftausflusses bei den Urwaldpflanzen hingewiesen; im nachfolgenden komme ich nun auf diese in der Pflanze herrschenden Druckkräfte in Hinblick auf die Bäume des Urwaldes zurück. Bei näherer Beobachtung kann auch bei einer Reihe von Bäumen ein solcher Blutungsdruck nachgewiesen werden. Bedenkt man, daß im feuchtwarmen Urwald die Bedingungen für das Bluten die denkbar günstigsten sind, so kann es nicht wundernehmen, diese Erscheinung häufig anzutreffen. Konnte bereits Molisch[1]) in Buitenzorg das Bluten bei drei völlig belaubten Holzgewächsen nachweisen, so gelang es mir hier noch bei einer ganzen Reihe von Bäumen dasselbe Phänomen zu beobachten, und zwar waren dies in der feuchten Zeit 1912: *Manglietia glauca* Bl. (3163)[2]), *Machilus rimosa* Bl. (3159), *Dysoxylum excelsum* Bl. (3156), *Ficus variegata* Bl. (3162), *Laportea stimulans* Miq. (3179), *Celtis tetrandra* Roxb. (3232), *Vernonia arborea* Hmlt. (3217), *Turpinia pomifera* Dc. (3185).

Während am Tage beim Abschneiden von Ästen bald nach der Verwundung der Saft aus der Wundfläche reichlich zu fließen beginnt, bemerkt man während der Nacht das Abtropfen des Saftes von den Blättern: diese Erscheinung kann häufig bei günstiger Witterung so stark werden. daß sie Regen vorzutäuschen vermag.

Es sei hier besonders die Wasserabsonderung kurz nach Anbringung einer Wunde betont, so daß wir annehmen dürfen, ein normales und kein sogenanntes „lokales Bluten“, also keine pathologische Erscheinung vor uns zu haben.

Einige Versuche mittels Manometern[3]) geben eine einigermaßen richtige Vorstellung von der Größe dieses Blutungsdruckes:

---

1) H. Molisch, Über das Bluten tropischer Holzgewächse im Zustande völliger Belaubung. Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, I. Suppl., 1897, S. 23.

2) Die Zahlen geben die Nummern der Bäume nach der Koordersschen Bestimmung an.

3) Zur Anwendung kamen die für solche Versuche üblichen Manometer. Ihre Unterbringung sowie die dabei zu berücksichtigenden Vorsichtsmaßregeln, die Berechnung der Druckhöhe usw. setze ich als bekannt voraus. Vgl. dafür die Arbeit von Molisch (a. a. O., S. 26) und von Figdor (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 107, 1898). Die Manometer wurden in etwa 1 Meter Höhe vom Boden gerechnet angebracht.

Machilus rimosa Bl.

Datum	Stunde	Druck in Atmosphären[1]	Luft-Temperatur in °C	Relative Feuchtigkeit der Luft in %	Wetter
18. Februar 1913	3 h p. m.	+ 2,64	17,4	95	trübe
	4,49 h „	+ 2,67	17,2	96	„
	6,50 h „	+ 2,82	17,1	96	„
	9,20 h „	+ 3,04	16,3	97	„
	11 h „	+ 3,40	16	98	bewölkt
19. „ „	5,10 h a. m.	+ 4,08	13,5	99	„
	8 h „	+ 2,16	15,4	98	Sonnenschein
	12,08 h p. m.	+ 0,86	18,2	95	„
	3,10 h „	+ 1,40	17,7	96	bewölkt
	6 h „	+ 2,20	17,4	96	trübe
	8 h „	+ 2,82	16,2	97	„
	10,40 h „	+ 3,16	15,4	97	bewölkt
20. „ „	5 h a. m.	+ 5,20	14,2	99	trübe, regnerisch
	8,50 h „	+ 3,40	14,6	98	„
	12,50 h p. m.	+ 1,02	15,7	97	„
	4,40 h „	+ 2,80	15,5	98	Regen
	7,30 h „	+ 3,45	14,7	98	„
	11,50 h „	+ 4,07	13,2	99	„
21. „ „	5,10 h a. m.	+ 4,65	13	98	heiter
	8,05 h „	+ 2,07	14,7	97	bewölkt
	1,15 h p. m.	+ 1,60	16	97	Regen
	6,08 h „	+ 3,30	15,4	98	„
	10,05 h „	+ 4,65	14,3	99	„
22. „ „	5,10 h a. m.	+ 5,80	14	100	„

Der Versuch zeigt, wie denn auch schon von Molisch beobachtet wurde, daß nachts der Druck höher ist als am Tage. Der höchste Druck, den ich bei dieser Pflanze feststellte, war am letzten Tag des Versuchs ganz früh morgens, nämlich 5,80 Atm., die einen außerordentlich hohen Druck darstellen. Molisch konstatierte in Buitenzorg viel niedrigere Drucke, allerdings ist das Klima von Buitenzorg trockner als im Urwald. Figdor fand in Buitenzorg bei *Schizolobium* einen Druck von 8,2 Atm., wobei es sich nicht um einen normalen, sondern um einen pathologischen Vorgang handelte.

Als höchsten Druck während der Versuche beobachtete ich bei: *Manglietia glauca* 6,8 Atm., *Dysoxylum excelsum* 5,2 Atm., *Ficus*

1) Die Zahlen geben den Atmosphärendruck, nicht den der Quecksilbersäulen an.

variegata 5,6 Atm., *Laportea stimulans* 4,62 Atm., *Celtis tetrandra* 4,5 Atm., *Vernonia arborea* 6,4 Atm., *Turpinia pomifera* 3,8 Atm.

Mit Ausnahme von *Turpinia pomifera* konnten in der feuchtesten Zeit des Jahres bei allen Versuchsbäumen nur positive Drucke festgestellt werden. Dies ist aber keineswegs in der trockneren Zeit der Falll. Ich lasse diesbezüglich den Versuch mit *Machilus rimosa* während dreier Tage im Juli 1913 folgen:

***Machilus rimosa* Bl.**

Datum	Stunde	Druck in Atmosphären	Luft-Temperatur in °C	Relative Feuchtigkeit der Luft in %	Wetter
4. Juli 1913	1,08 h p. m.	— 0,90	19,2	90	Sonne
	4 h „	— 0,40	18,9	90	„
	8 h „	+ 1,10	17,2	94	bewölkt
	10,05 h „	+ 2,04	16,5	96	„
5. „ „	5,10 h „	+ 4,06	14	98	„
	12,05 h „	— 0,56	18,4	92	Sonne
	4,30 h „	+ 1,80	17,6	95	Regen
	10 h „	+ 3,03	16,5	97	trübe
6. „ „	5,08 h „	+ 4,20	15,2	97	„
	11 h „	+ 0,80	17,8	96	bewölkt

Bei klarem sonnigem Wetter wurden also auch negative Drucke beobachtet. Erklärlich ist dies, weil die im Urwald wachsenden Bäume mit ihrem Laub aus dem feuchtesten Teil des Waldes hervorragen und Sonne und Wind ausgesetzt sind, alles Faktoren, die geeignet sind, die Transpiration zu erhöhen.

Ich habe den letzten Versuch besonders hervorgehoben, um zu beweisen, daß sogar in dem feuchtesten Gebiete der Tropen bei sonnigem Wetter negative Drucke vorkommen.

Nach Figdor[1]) kommen in den Tropen im Gegensatz zum gemäßigten Klima stets nur positive Drucke vor. Es muß hier aber bemerkt werden, daß Figdor, wie auch schon Molisch[2]) vermutet hat, keinen normalen Blutungsvorgang, sondern ein durch Wundreiz verursachtes lokales Bluten, also mehr einen pathologischen Vorgang für einen normalen angesehen hat. Vor etwa

1) A. a. O.

2) A. a. O.

anderthalb Jahren habe ich im Anschluß an meine in Tjibodas gemachten Beobachtungen auch in Buitenzorg Blutungsversuche angestellt und dabei u. a. auch die von Figdor benutzten Bäume untersucht (*Schizolobium*, *Albizzia*, *Casuarina*, *Cocos*, *Oreodoxa*, *Actinorhytis*, *Spathodea* und *Conocephalus*). und zwar auch zur feuchtesten Zeit. Außer bei *Conocephalus azureus* wurde bei keinem der genannten Bäume ein normaler Blutungsdruck, d. h. ein positiver Druck, der sich kurz nach Anbringung des Manometers einstellt, beobachtet. Erst nach längerer Zeit stieg das Quecksilber beträchtlich und zwar infolge des Wundreizes. Dieser lokale Druck beschränkte sich aber auch nur auf die Umgebung des eingebohrten Manometers, andere Stellen der Äste und des Stammes zeigten dagegen gleichzeitig negativen Druck. Der normale Blutungsdruck bei *Conocephalus azureus* erreichte auch während der feuchten Zeit in Buitenzorg nicht die beträchtliche Höhe, die Figdor für den lokalen Blutungsdruck angegeben hat, und zur Mittagszeit wurde fast immer negativer Druck beobachtet.

Es war soeben schon von der vermutlich größeren Transpiration der Bäume im Urwald die Rede. Um diese richtig beurteilen zu können, müßte man die Transpiration in den Baumkronen selbst messen, was natürlich mit zu großen Schwierigkeiten verknüpft sein würde. Die Wasserverdunstung der Bäume im Verhältnis zu den am Boden wachsenden Kräutern muß schon deshalb bedeutend größer sein, weil Sonne und Wind in diesen Höhen ihren Einfluß geltend machen können, was bei den kraut- und strauchartigen Pflanzen nicht der Fall ist. Auch die Feuchtigkeit der Luft vermindert sich mit zunehmender Höhe über dem Erdboden beträchtlich. Einige diesbezügliche Beobachtungen zeigten, daß die relative Feuchtigkeit oberhalb des Unterholzes[1]), also in einer Höhe von etwa 5—8 Metern, ungefähr 5 % geringer ist als im Unterholz selbst[2]).

Im Anschluß an die Transpiration im Urwald sei hier kurz einiges über das Wachstum mitgeteilt, weil in den Tropen Wachstum und Transpiration eng miteinander verknüpft sind.

1) Als Unterholz bezeichne ich die zusammenhängende, aus Kräutern und niederen Sträuchern bestehende Pflanzendecke des Urwalds. In diesem Teil herrscht die größte Feuchtigkeit der Luft, an trüben Tagen den Sättigungsgrad erreichend. Man könnte diesen Teil die Dunstregion nennen, nicht zu verwechseln mit den sogenannten Nebelwäldern in der Nähe des Gipfels vom Vulkan.

2) Als Mittel aus 15 Messungen an verschiedenen Stellen des Waldes.

Das Wachstum ist in dem heißfeuchten Gebiete der Tropen im allgemeinen ein recht schnelles. Beispiele eines auffallend langsamen Wachstumes stellen im Gegensatz hierzu u. a. die Orchideen[1]) und *Taeniophyllum Zollingeri*[2]) dar.

Wie diese Beispiele lehren, gibt es auch unter den denkbar günstigsten Wachstumsbedingungen noch Faktoren, die hemmend auf das Wachstum wirken können.

Des Raummangels wegen gebe ich im nachfolgenden resümierend die Resultate meiner Untersuchungen wieder und hoffe später bei der Veröffentlichung der Buitenzorger Studien auf sie zurückzukommen.

Um in der Frage der Wachstumsintensität Vergleiche ziehen zu können, wurden Pflanzen des Urwalds gewählt, die auch in Buitenzorg im sogenannten Waldgarten unter Bäumen im Schatten angepflanzt sind, also unter Wachstumsbedingungen stehen, die denen der natürlichen Standorte am meisten gleichkommen. Es waren dies *Hornstedtia paludosa*, *Peperomia reflexa*, *Elatostemma acuminatum* und *Cyrtandra picta*.

Die Wachstumsmessungen sowohl in Buitenzorg als in Tjibodas, beide in der feuchtesten Zeit des Jahres[3]) vorgenommen, ergaben als Resultat, daß die Urwaldpflanzen in demselben Zeitabschnitt einen größeren Gesamtzuwachs erreichen als die Buitenzorger Exemplare unter Schatten gezüchtet. Während der Gesamtzuwachs nachts in Buitenzorg ebenso groß, sogar etwas größer als in Tjibodas ist, finden wir ihn am Tage in Buitenzorg bedeutend kleiner als oben.

Versuchspflanze	Mittlerer Gesamtzuwachs in		Mittlerer Gesamtzuwachs bei Tag		Mittlerer Gesamtzuwachs in der Nacht[4])	
	Tjibodas	Buitenz.	Tjibodas	Buitenz.	Tjibodas	Buitenz.
Hornstedtia paludosa .	90,6 cm	72,2 cm	44,4 cm	28 cm	45,6 cm	44,2 cm
Peperomia reflexa . .	6,26 „	4,08 „	3,12 „	1,02 „	3,14 „	3,06 „
Elatostemma acuminata	7,02 „	6,81 „	3,54 „	2,86 „	3,48 „	3,95 „
Cyrtandra picta . . .	9,08 „	9 „	4,52 „	4,28 „	4,56 „	4,72 „

1) Vgl. E. Pfitzer, Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882.

2) Vgl. J. Wiesner, Zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri*. Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 106, 1897, S. 77.

3) Die Messungen in Tjibodas geschahen vom 2. bis 30. November und in Buitenzorg vom 1. bis zum 28. Februar desselben Jahres, und zwar zweimal täglich, einmal morgens um 6 Uhr und einmal abends um 6 Uhr.

4) Von 6 Uhr abends bis 6 Uhr morgens gerechnet.

Aus diesen Zahlen geht das stärkere Wachstum der Urwaldpflanzen deutlich hervor, am meisten bei der monokotylen *Hornstedtia paludosa* und am wenigsten bei *Cyrtandra picta*. Dieses Resultat ist deshalb überraschend, weil man im allgemeinen annehmen würde, die Buitenzorger Pflanzen unter günstigeren Bedingungen zu finden als im Urwald. Die Temperatur ist in Buitenzorg höher, das Licht für die Assimilation jedenfalls günstiger und die Ernährung vielleicht reichlicher, als dies im Urwald der Fall ist, wo so viele gleichartige Pflanzen auf einen beschränkten Raum angewiesen sind. Nur die relative Feuchtigkeit der Luft ist im Urwald höher als in der Regenzeit in Buitenzorg, welcher Umstand eventuell das intensive Wachstum der Urwaldpflanzen bewirken könnte.

Aus der Tabelle ist besonders bei den Buitenzorger Exemplaren ein merkbarer Unterschied in der Wachstumsintensität zwischen Tag und Nacht ersichtlich, während diese Unterschiede im Urwald sehr klein und kaum bemerkbar sind.

Eine ähnliche Periodizität wurde in den Tropen zuerst von Kraus[1]) an dem Riesenbambus in Buitenzorg festgestellt, dann von Lock[2]) ebenfalls an Bambus in Ceylon. Wie beide Forscher feststellten, wachsen die Bambusrohre nachts fast doppelt so schnell als am Tage. Lock wies durch eine Reihe eingehender Versuche nach, daß die von Kraus und von ihm beobachteten „Oszillationen“ nicht, wie Kraus dies angenommen hatte, sogenannte autonome oder spontane seien, sondern von den stetigen Änderungen in dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft und der damit in Zusammenhang stehenden Transpiration hervorgerufen werden. Weshalb meine Versuchspflanzen in Buitenzorg während der Nacht stärker wuchsen als am Tage, hat dieselbe Ursache wie bei den Bambusen, nämlich weil nachts die Luftfeuchtigkeit bedeutend größer und die Transpiration kleiner ist als am Tage. Licht und Temperatur dürften diesen bedeutenden Einfluß nicht ausüben. Werden nämlich die Pflanzen am Tage verdunkelt und sorgt man dabei für genügende Ventilation, so zeigt sich trotz der Verdunkelung das Wachstum am Tage schwächer als während der Nacht. Übrigens würden

1) G. Kraus, Das Längenwachstum der Bambusrohre. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XII, 1895, S. 196.

2) R. H. Lock, On the Growth of Giant Bamboos etc. Ann. of the Roy. Bot. Gard. Peradeniya, Vol. II, 1904—05, S. 211.

auch die Urwaldpflanzen den großen Unterschied zwischen Wachstum am Tage und während der Nacht aufweisen müssen, wenn das Licht die Ursache wäre. Die Temperatur ist in Buitenzorg während der Nacht niedriger als am Tage und kann auch schon deshalb nicht den Unterschied verursachen, dagegen ist die Luftfeuchtigkeit während der Nacht bedeutend höher als am Tage. Auch in der Regenzeit sind die Morgen nicht selten heiter und sonnig, und es erreicht die Luftfeuchtigkeit ein Minimum; die Transpiration ist eine bedeutende zu nennen.

In Tjibodas leben die Pflanzen unter wesentlich anderen Bedingungen. Die meteorologischen Verhältnisse sind viel regelmäßiger und ohne große Schwankungen in der Luftfeuchtigkeit zwischen Tag und Nacht, woraus sich auch das fast gleich starke Wachstum am Tage und in der Nacht erklärt.

Es sei an dieser Stelle noch eine Arbeit über Wachstum von Luftwurzeln in den Tropen angeführt, da diese Wachstumsmessungen auch im Urwald von Tjibodas angestellt wurden. Blaauw[1]) kommt bei seinen Messungen der Luftwurzeln von *Cissus pubiflora* var. *papillosa* zu dem Schluß, daß diese nachts bedeutend stärker als am Tage wachsen und dieser Umstand durch den Feuchtigkeitsunterschied zwischen Tag und Nacht und die damit in Zusammenhang stehende Schwankung in der Transpiration verursacht wird.

Diese Befunde stehen nur scheinbar in Widerspruch zu den meinigen. Bedenkt man aber, mit welcher Pflanze Blaauw experimentierte, so erklärt sich der scheinbare Widerspruch leicht. *Cissus* ist eine Kletterpflanze, deren Blätter hoch oben in den Baumkronen leben, wo sie vielem Licht, häufig der Sonne und dem Winde ausgesetzt sind und somit auch kräftig transpirieren. Nur die Luftwurzeln steigen bis in die „Dunstregion" des Urwalds herab, doch wird deren Wachstum von der beblätterten Pflanze reguliert, weshalb sie, obwohl ebenso wie die krautigen Pflanzen unter ziemlich konstanten äußeren Bedingungen lebend, doch eine ausgesprochene Periodizität des Wachstums besitzen.

Aus eigener Erfahrung kann ich noch einen anderen Fall erwähnen, woraus der Einfluß der Transpiration auf das Längenwachstum vielleicht noch frappanter hervorgeht, nämlich bei einer hier im Urwald lebenden Pflanze, *Nepenthes melamphora*. Diese

1) A. H. Blaauw, Das Wachstum der Luftwurzeln einer *Cissus*-Art. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XI, 1912, S. 266.

interessante, mit Kannen zum Insektenfang ausgerüstete Pflanze, kommt hier besonders an zwei Stellen, bei den Wasserfällen von Tjibeurum und auf dem alten Wege nach dem Krater des Gedeh, in Massen vor.

Nepenthes melamphora entwickelt zwei Arten von Sprossen[1], Kurztriebe, die am Boden kriechend wachsen und Rosetten kannentragender Blätter besitzen, und Langtriebe, die Klettersprosse darstellen und hoch in die Bäume (bis 25 und 30 Meter) klettern. Wachstumsmessungen an beiden Arten von Sprossen, allerdings im Hinblick auf die Bildung von Kurz- und Langsprossen angestellt, zeigten bei den Klettersprossen eine überraschend deutliche Periodizität in Tag- und Nachtwachstum, während die Kurzsprosse, am Boden wachsend, eine solche ausgesprochene Periodizität nicht erkennen ließen. Diese auffallende Periodizität findet bei den Klettersprossen wohl hierin ihre Erklärung, daß sie bis hoch in die Baumkrone gelangen, wo sie tagsüber einer viel trockneren Atmosphäre als des Nachts ausgesetzt sind. Die Kurzsprosse, in der „Dunstregion“ des Waldes wachsend, sind diesen großen Schwankungen in der Feuchtigkeit der Luft nicht unterworfen. Auch die viel leistungsfähiger ausgebildeten Leitungsbahnen der lianenartigen Klettersprosse deuten schon auf eine regere Transpiration im Gegensatz zu den Kurzsprossen hin[2].

---

1) Vgl. E. Heinricher, Zur Biologie von *Nepenthes* etc. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. V, 1906, S. 277.

2) Bei dieser Gelegenheit sei noch auf die Bedingungen zur Bildung von Kurz- und Klettersprossen bei *Nepenthes* besonders hingewiesen. Heinricher (a. a. O., S. 291) vermutet, „daß einzelne Kurztriebe zu Lang- und bezw. Klettersprossen werden, und daß dieser Wechsel in der Sproßnatur von äußeren Bedingungen, die als Reize wirken, abhängig ist. Wahrscheinlich ist die den Blättern sich darbietende Gelegenheit, zu ranken, Stützen zu ergreifen, das veranlassende Moment, daß ein Kurzsproß zum Lang- und Klettersproß wird.“ Ich kenne im Urwald von Tjibodas hauptsächlich zwei, schon vorhin erwähnte Stellen, an welchen *Nepenthes melamphora* in zahlreichen Individuen auftritt. Jedem, der diese beiden Standorte (den lichten Wald bei den Wasserfällen von Tjibeurum und den dichten, sehr schattigen Wald auf dem alten Wege nach dem Krater) besucht, wird das verschiedene Aussehen der Pflanzen auffallen. Im lichten, bedeutend trockneren Wald sehen wir *Nepenthes* häufig als Kletterpflanze, die hoch in die Bäume wächst, während Kurzsprosse nur seltener am Boden an den feuchtesten Stellen des Unterholzes vorkommen. An dem anderen Fundort dagegen beobachten wir umgekehrt viele Pflanzen nur mit Kurzsprossen, kleineren, nicht rankfähigen Blättern, kürzeren Kannen, im allgemeinen mit einem erheblich schwächeren Habitus als die Kletterpflanzen. Stützpunkte zur Verankerung der Blätter gibt es an beiden Stellen genügend. Wie Experimente an Ort und Stelle zeigten, ist die Anwesenheit von Stützen, woran sich die Blätter festranken könnten,

Das verhältnismäßig schnelle Wachstum vieler tropischen Urwaldkräuter setzt auch eine intensive Atmung derselben voraus, was sie auch von den in gemäßigtem Klima wachsenden Schattenpflanzen unterscheidet. Da die Atmung mit einem Stoffverbrauch verknüpft ist, muß die Assimilation, um trotzdem eine Massenzunahme zu bewirken, ansehnlich sein. Die ausgezeichnete Anpassung der im Urwald lebenden Pflanzen an das schwache Licht und die Möglichkeit, es durch verschiedene Einrichtungen möglichst auszunutzen, setzen sie instand, trotz der mangelhaften Beleuchtung noch intensiv zu assimilieren. Auf diese Einrichtungen ist schon von anderen Forschern häufig hingewiesen worden. An dieser Stelle sei die Träufelspitze im Dienste der Assimilation erwähnt. Von Baumert[1]) wurde die Vermutung geäußert, daß die Träufelspitze als Ausdruck der Organisation eines Schattenblattes vielleicht in dem Bestreben liegt, das Wasser deshalb schnell zu entfernen, um die an sich schon geringe Lichtintensität zwecks größerer Assimilation möglichst auszunutzen. Wie schon betont, schwächt eine dünne Wasserschicht das Licht um 10—20%. Einige orientierende Versuche in Buitenzorg an einer Reihe von Blättern fielen, wenn auch nicht stets, doch häufig zugunsten dieser Annahme aus.

---

nicht imstande, die Kurzsprosse in eine Klettersprosse umzuwandeln. Bei den früher erwähnten Wachstumsmessungen fiel besonders der Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen Kurz- und Klettersprossen und die Kürze der Internodien im Gegensatz zu denen der Langsprosse auf. Heinricher erwähnt schon diese gestauchten Internodien der Kurztriebe; genaue Wachstumsmessungen an Kurz- und Langtrieben haben das bedeutend schnellere Wachstum letzterer bestätigt, das Verhältnis ist etwa 1 : 3. Scheinbar übt das Licht einen bedeutenden Einfluß auf das Wachstum der Kurzsprosse aus, da eine Steigerung der Lichtintensität eine Beschleunigung des Wachstums zur Folge hat. So sieht man denn auch an lichten Stellen des Waldes die Kurzsprosse bedeutend länger werden und die Internodien nicht mehr gestaucht erscheinen, sondern hier eben Übergänge zu Langsprossen bilden. Auch die Blätter ändern ihren Habitus mit der Intensität des Lichtes, ihre Spreite wird größer und das ganze Blatt nimmt mehr den Charakter eines Assimilationsorganes an, was bei den Blättern der Kurztriebe nur unvollständig der Fall zu sein scheint. Am auffälligsten entwickeln sich beim Wachstum im intensiveren Lichte die rankenartigen Fortsätze der Blattspreiten. Da bei Lichtintensitätssteigerung auch die Feuchtigkeit der Luft ab- und die Temperatur zunimmt, so wäre es doch möglich, daß eine Kombination dieser Faktoren die beschriebene Wirkung ausübt, doch können dies nur eingehendere Experimente zeigen.

Aus diesen Beobachtungen möchte ich vorläufig den Schluß ziehen, daß als direkt veranlassendes Moment zum Wechsel der Sproßnatur die Steigerung der Lichtintensität angesehen werden kann. Natürlich ist das Vorhandensein von Stützen eine weitere Bedingung für das Klettern der Pflanze.

1) A. a. O., S. 150.

Die Untersuchung über die Ernährungstätigkeit der Blätter einer Anzahl krautartiger Pflanzen hat gezeigt, daß das Maximum der Stärkezunahme regelmäßig am Nachmittag erreicht wird und eine nächtliche Entleerung der Blätter von Stärke niemals stattfindet. Die Jodprobe, morgens früh vorgenommen, zeigte stets eine mehr oder weniger starke Bläuung des Mesophylls. Dieser Umstand liegt vermutlich in der langsamen Stärkewanderung und ist eine bei zahlreichen tropischen Pflanzen wiederkehrende Erscheinung. So hat auch schon Costerus[1]) bei seinen Versuchspflanzen in Buitenzorg eine gänzliche Entleerung der Blätter bei Nacht niemals eintreten sehen.

Das Quantum der während der Nacht abgewanderten Stärke ist verglichen mit der am Tage durch die Assimilation gebildeten klein. Da aber auch am Tage die Abwanderung stets fortschreitet, so kommt es trotzdem nicht zu einer gänzlichen Überfüllung des Mesophylls mit Stärke.

Bei den krautigen Urwaldpflanzen, die zum größten Teil des Jahres unter ziemlich gleichen äußeren Bedingungen wachsen, ist dies erklärlich; eine plötzliche starke Bildung von Stärke durch Insolation kommt bei ihnen selten vor. Anders verhalten sich in dieser Beziehung die unter viel unregelmäßigeren Bedingungen wachsenden Pflanzen, bei denen am Tage durch Insolation eine starke Anhäufung von Stärke in den Blättern stattfindet und leicht zu einer Überfüllung des Mesophylls führen könnte. Nach den Beobachtungen von Costerus ist dies keineswegs der Fall, sondern es hält sich im Gegenteil die Menge der gebildeten und der abgewanderten Stärke ungefähr das Gleichgewicht, aber nur bei klarem sonnigen Wetter: bei trübem Wetter dagegen findet nach ihm die Abwanderung bedeutend langsamer statt, so daß z. B. die Blätter von *Delima sarmentosa* am Nachmittag eines trüben Tages bedeutend mehr Stärke enthalten als an einem sonnigen Tag. Aus diesen und einigen anderen Beobachtungen ist der Forscher geneigt den wichtigen Schluß zu ziehen, daß in den Tropen das Licht den Transport der Stärke aus den Blättern beschleunigt. Costerus möchte auch das schwache Wachstum der Schattenpflanzen aus diesem Grunde erklären, da bei schwachem Licht der Transport der Assimilationsprodukte nach den Orten des Verbrauchs

---

1) J. C. Costerus, Sachs's Iodine Experiment tried in the Tropics. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg, Vol. XII, 1895, S. 73.

langsam stattfindet. Gegen die Beobachtungen von Costerus in Buitenzorg, die ich bestätigen kann, ist nichts einzuwenden, doch müßten zunächst eingehendere Experimente mit einer größeren Anzahl von Pflanzen die Stichhaltigkeit seiner Interpretation zeigen. Ich stehe ihr aus dem Grunde allerdings etwas skeptisch gegenüber, weil die scheinbar schnellere Entleerung der Blätter von Stärke in der Sonne bei vielen Pflanzen auch auf andere Weise zu erklären ist. Bei ihnen ist der schnellere Transport bei Insolation nur ein scheinbarer, in Wirklichkeit nicht existierender. Zur weiteren Erklärung dieser Tatsache sei darauf hingewiesen, daß bei einer Reihe von tropischen Pflanzen der Spaltöffnungsapparat für intensive Beleuchtung äußerst empfindlich ist und die Stomata bei Insolation bald mit einem gänzlichen Verschluß reagieren. Diese Pflanzen bilden diesbezüglich gerade einen Gegensatz zu den krautigen Urwaldpflanzen, denen, wie wir sahen, ein solcher Verschluß auch bei starker Insolation fehlt. Wie Stahl[1]) nachgewiesen hat, findet bei geschlossenen Spaltöffnungen und bei normalem Kohlensäuregehalt der Luft der Assimilationsgaswechsel nicht mehr statt. Dies ist leicht bei den vorhin erwähnten Pflanzen nachzuweisen, wenn sie insoliert werden; der feste Verschluß des Spaltöffnungsapparats verhindert trotz günstiger Bedingungen zur Assimilation die Bildung von Stärke. Der Transport der vorhandenen Kohlehydrate erfolgt aber trotzdem und vermindert das vorhandene Quantum, je länger die Insolation stattfindet. Am Abend eines sonnigen Tages wird bei diesen Pflanzen weniger Stärke in den Blättern gefunden als am Abend eines trüben. Man könnte dies auch bei Pflanzen, welche die Fähigkeit, ihre Spaltöffnungen bei Insolation zu schließen, nicht besitzen, auch künstlich bewirken, wenn man die Spaltöffnungen mit einem unschädlichen Wachsgemisch verschließt; ihre Blätter besitzen schon nach kurzer Zeit weniger Stärke als andere assimililationsfähige.

Schließung des Spaltöffnungsapparats durch die Insolation wird wahrscheinlich durch eine Turgeszenzänderung erzielt, wie Pfeffer[2]) dies auch für die Variation der Spaltweite im allgemeinen angenommen hat.

---

1) E Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg., Bd. I, 1894, S. 117.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897, S. 176.

Resümee.

1. Das Klima des Urwalds von Tjibodas ist, wie aus den meteorologischen Wahrnehmungen hervorgeht, ein sehr gleichmäßiges. Die Luftfeuchtigkeit ist eine hohe und kann nicht selten den Sättigungsgrad erreichen.

2. An einer Anzahl von krautigen Pflanzen wurden an Ort und Stelle Beobachtungen angestellt und zwar zunächst hinsichtlich ihrer Transpiration. Der Verlust an gasförmigem Wasser ist bei ihnen im allgemeinen ein sehr geringer. Kleine Schwankungen in der Intensität des diffusen Lichtes sind bereits imstande, die Verdunstung bedeutend zu fördern.

3. Die Ausscheidung des flüssigen Wassers ist eine nachts häufige Erscheinung, die aber auch während der feuchtesten Zeit des Jahres tagsüber beobachtet wird und den Wasserverlust in gasförmigem Zustand bedeutend übertrifft. Die Guttation dürfte einen Ersatz für die geringe Transpiration darstellen. Nicht allein Hydathoden, sondern auch die gewöhnlichen Spaltöffnungen sind imstande, flüssiges Wasser hinauszupressen.

4. Das Bluten von Bäumen in völlig belaubtem Zustand ist eine für den Urwald häufige Erscheinung. Der Blutungsdruck kann dabei sehr hohe Werte erreichen. Während der feuchten Zeit werden nur positive Drucke, in der trockneren Zeit aber auch negative wahrgenommen. Es sind also sogar in den feuchtesten Teilen des regenreichen West-Java nicht immer positive, sondern auch negative Drucke zu verzeichnen.

5. Der Gesamtzuwachs der krautigen Urwaldpflanzen erreicht in demselben Zeitabschnitt während der Regenzeit höhere Werte als die derselben Spezies in Buitenzorg unter annähernd gleichen Wachstumsbedingungen gezüchteten. Dies ist nur dem größeren Gesamtzuwachs am Tage im Urwald zuzuschreiben. Tag- und Nachtwachstum hält sich im Urwald ungefähr die Wage, ohne die durch die Schwankungen der Luftfeuchtigkeit bedingte Periodizität der Buitenzorger Versuchspflanzen aufzuweisen. Auch im Urwald kommt es zu einer solchen Periodizität, wenn die Sprosse aus der Dunstregion hinausragen.

6. Die Assimilation der Urwaldpflanzen ist dank ihrer Anpassung an das schwache Licht noch ausgiebig genug, um das verhältnismäßig schnelle Wachstum zu ermöglichen. Das Maximum der Stärkezunahme findet stets am Nachmittag statt. Die Stärkeabwanderung geschieht sowohl tags- als nachtsüber, aber niemals in dem Maße, daß eine gänzliche Entleerung der Blätter die Folge wäre.

7. Bei einer Reihe von tropischen Pflanzen wird durch Insolation ein gänzlicher Verschluß der Spaltöffnungen herbeigeführt und somit die Bildung von Stärke, trotz günstiger Assimilationsbedingungen, verhindert. Bei der Beurteilung des Einflusses des Lichtes auf den Transport der Kohlenhydrate muß diesem Umstand Rechnung getragen werden.

Urwaldlaboratorium Tjibodas,
Juli 1914.

Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen.

Von

F. M. Andrews,

Associate Professor of Botany, Indiana University, Bloomington, Indiana, U. S. A.

Mit Doppel-Tafel I und 2 Textfiguren.

Einleitung.

Nur wenige Untersuchungen an Pflanzen unter Anwendung einer sehr hohen Zentrifugalkraft haben bisher stattgefunden. Gerade so wichtig, wie es ist, zu beobachten, wie Pflanzen sich unter normalen Bedingungen verhalten, so wichtig ist es auch, festzustellen, was sie unter dem Einfluß der abnormsten oder widrigsten Bedingungen tun werden. Es ist sogar in manchen Fällen notwendig, Pflanzen für eine Weile abnormen Bedingungen zu unterwerfen, um ihr Reagieren auf gewisse Reize festzustellen. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf das Wachstum der Pflanze ist von großer Bedeutung. Ihr Einfluß wurde zuerst von Knight[1]) klargestellt, der mit Samen experimentierte, die an horizontalen und vertikalen Rädern befestigt waren. Die von Knight benutzten Räder hatten einen Durchmesser von 28 cm und rotierten mit einer Geschwindigkeit von 150 bis 250 Umdrehungen in der Minute[2]). Diese Bedingungen erzeugen eine zu geringe zentrifugale Wirkung, als daß sie manche Inhaltsbestandteile der Pflanzenzelle bewegen könnte. Einige Zellbestandteile würden zunächst überhaupt nicht durch eine so geringe Kraft in Bewegung gesetzt werden, aber bei anderen würde dies der Fall sein, wenn nämlich die Zentrifugalkraft eine bis mehrere Stunden oder noch länger hintereinander

---

1) Knight, T. A., Horticultural Papers, 1840, p. 124.

2) Knight, T. A., a. a. O., S. 125 und 126.

einwirkte. Da sich nun Knights Experimente ununterbrochen über „mehrere Tage“ (a few days) erstreckten[1]), muß eine gewisse Verschiebung des Zellinhalts bei den von ihm benutzten Pflanzen stattgefunden haben. Selbstverständlich werden einige Zellsubstanzen ihre Lage verändern und beständig nach der unteren Seite fallen, wenn die Zelle zu einer Rotation um ihre Achse gezwungen wird. Dies zeigten die Experimente von Dehnecke[2]). Andere Körper, wie z. B. Kalziumoxalatkristalle, verhalten sich ebenso. Auch die mit genügend großen Stärkekörnern verbundenen Chloroplasten und Leukoplasten fallen, gleichwie die Kalziumoxalatkristalle in 10—20 Minuten nach der unteren Seite der Zelle[3]). Die Bewegung dieser Körper verlangsamt sich mit fallender Temperatur[4]). Die bei niederen Temperaturen vermehrte Viskosität des Protoplasmas hat, wie Ewart zeigte, Einfluß auf die Fallgeschwindigkeit dieser Gebilde[5]). In einem jungen Stengelquerschnitt von *Aristolochia Sipho* zeigt sich die Stärkescheide teilweise mit Stärkekörnern gefüllt, die man mit Leichtigkeit veranlassen kann, ihre Lage in der Zelle zu verändern[6]). Dagegen sind manche Zellen derartig mit Stärke erfüllt, daß es sogar unter Anwendung sehr hoher Zentrifugalkraft unmöglich ist, ihre Lage in der Zelle zu verändern. Dies war der Fall mit eingeweichten Samen von *Vicia sativa*, selbst wenn eine Zentrifugalkraft von 4400 g. für eine Zeitdauer von 2 Stunden in Anwendung kam[7]). Wo eine Verlagerung des Zellinhaltes stattfand, wie in einigen Samen anderer Pflanzen, war dies keiner der betroffenen Zellen verhängnisvoll. Wurden übrigens die Samen von *Vicia sativa* zur Keimung gebracht und dadurch eines Teils ihres Zellinhalts entledigt, so war es nunmehr leicht, Verlagerungen des Zellinhalts mittels Zentrifugierens zu erzielen.

Ein weiterer Punkt von speziellem Interesse ist es, festzustellen, welche außerordentlich ungünstigen Bedingungen, die durch hohe

---

1) Knight, T. A., a. a. O., S. 125.

2) Dehnecke, C., Über nicht assimilierende Chlorophyllkörper, 1880, S. 10. Zitiert bei Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, S. 789.

3) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 789.

4) Pfeffer, W., a. a. O., S. 789.

5) Ewart, A. J., Protoplasmic Streaming in Plants, 1902, p. 16—20.

6) Strasburger, E., Lehrbuch der Botanik, 11. Aufl., 1911, S. 114.

7) Andrews, F. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 38, S. 11.

Zentrifugalkraft hervorgebracht werden, Pflanzen ertragen können. Es ist interessant, daß eingeweichte Samen durch eine Zentrifugalkraft von 4400 g. weder getötet noch an ihren Zellen beschädigt wurden. Aber noch überraschender ist es, daß zartere Pflanzenteile und sogar sehr zarte Pflanzen solche hohe Zentrifugalkräfte und grobe Behandlung aushalten können, ohne dabei getötet oder in vielen Funktionen völlig gehindert zu werden[1]). Ich werde an anderen Stellen dieses Aufsatzes auf diesen Punkt näher eingehen, wo direkte Experimente uns einige der betreffenden Tatsachen zeigen werden.

Außerdem kann man gewisse Untersuchungen an der Pflanzenzelle nur machen, wenn die Inhaltsbestandteile durch eine zeitweise Einwirkung der Zentrifugalkraft verlagert worden sind. In einem früheren Aufsatze über Zentrifugalkraft[2]) habe ich Pfeffers Angabe[3]) bestätigt, der bewies, daß die sogenannten Ölkörper nicht vollständig aus Öl bestehen, sondern teilweise aus einer Eiweißsubstanz aufgebaut sind, und also beim Zentrifugieren in Richtung der wirkenden Kraft geschleudert werden. Dasselbe gilt von dem Kern, der ein größeres spezifisches Gewicht hat als der Zellsaft, und von einigen anderen häufig anwesenden Zellbestandteilen. Dadurch, daß man die leichteren Zelleinschlüsse, wie Öl usw. von den schwereren, wie Proteinkörpern, Stärkekörnern und anderen abscheidet, ist es möglich, von gewissen Vorgängen, die von bestimmten Bestandteilen innerhalb des Protoplasten ausgeführt werden, ein klares Bild zu erhalten.

Apparat[4]).

Der zu den Experimenten verwendete Apparat war eine modifizierte Form einer Milchzentrifuge, wie Textfig. 1 zeigt. Die Maschine ist auf einer Basis *A* montiert und kann vermittels der Stellschrauben *B* wagerecht eingestellt werden. Hierauf ruht ein $^1/_2$ Pf.-K. Motor *C*, der mit einer Riemenscheibe *D* versehen ist. Diese Riemenscheibe besitzt einen geschlossenen Riemen *E*, der

1) Andrews, F. M., a. a. O., S. 24.

2) Andrews, F. M., a. a. O., S. 34.

3) Pfeffer, W., Die Ölkörper der Lebermoose. Flora, 1874, S. 2. — Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, S. 789.

4) Die in Textfig. 1 (S. 224) abgebildete Maschine wurde von F. Ludloff & Söhne, Berlin, erbaut. Textfig. 1 wurde nach ihrer Zeichnung gemacht.

über die Rolle F zu dem vertikalen Schaft G, der an seinem unteren Ende die konische Scheibe H trägt und von dort über die Rolle I zu dem Motor zurückläuft, und zwar in der durch die Pfeile angedeuteten Richtung. Der Schaft G trägt auf seinem oberen Ende die Trommel I, welche 3000, 4500 oder 6000 Umdrehungen in der Minute zu machen vermag. Bei Benutzung eines

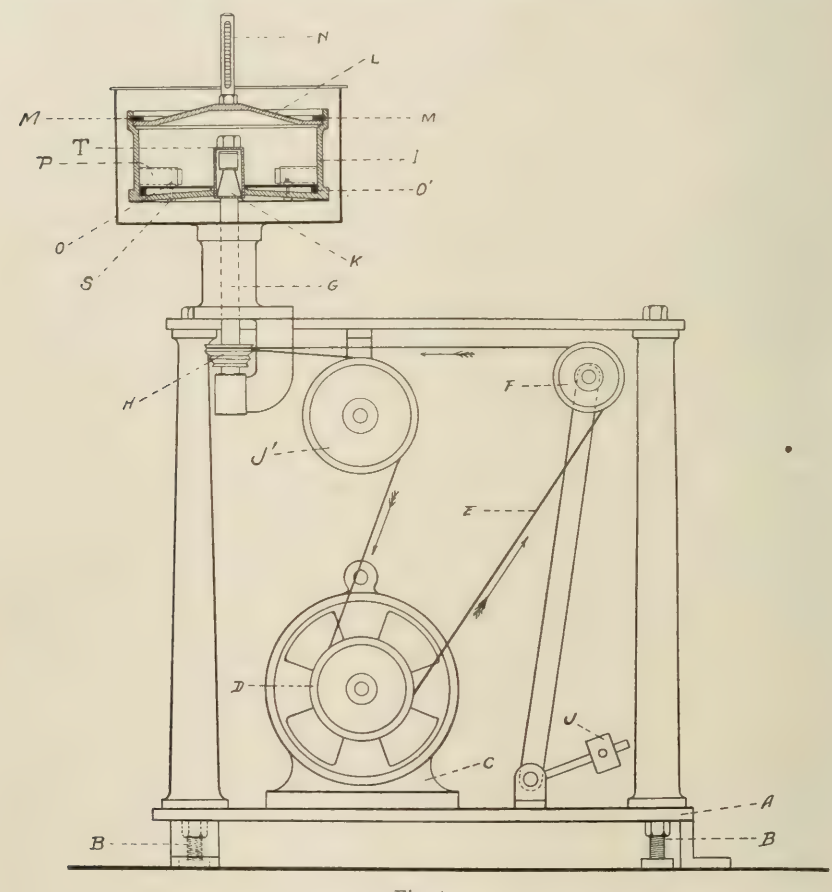


Fig. 1.

elektrischen Motors übrigens, der mit verschiedenen Geschwindigkeiten laufen kann, ist es möglich, noch weitere Umlaufsveränderungen der Trommel pro Minute zu erhalten. Die Spannung des Riemens E wird vermittels der Stellung des Gewichtes J reguliert. Der Schaft G läuft auf Kugellagern und wird durch elastischen Federdruck in seiner Lage erhalten. Der innere Durchmesser der

rotierenden Trommel beträgt 25 cm, und sie balanciert auf dem konischen Ende *K* des Schaftes. Die Trommel *I* wird beim Zentrifugieren durch einen Deckel *L* geschlossen, der von zwei Verschlußbogen *M* an seinem Platze gehalten wird. Die Geschwindigkeit wird mit Hilfe des Braunschen Geschwindigkeitsmessers *N* festgestellt. Auf dem Boden der Trommel befindet sich eine Aluminiumscheibe *O*, 3,5 mm dick, die genau in den inneren Durchmesser der Trommel und um den hervorragenden Zylinder *T* paßt. Diese Aluminiumscheibe wiegt 400 g. Eine Holzscheibe von demselben Durchmesser und 24 mm Dicke, die ich in früheren Experimenten verwandte, wog 500 g. Die Aluminiumscheibe hat den weiteren Vorteil, mehr vertikalen Spielraum in der Trommel zu gewähren. Diese Aluminiumscheibe trägt vier starke Messingzylinder von gleichem Gewicht (Textfig. 1 *O* und Textfig. 2 *A*). Die Messingzylinder sind mit Bolzen (Textfig. 2 *D*) befestigt. Diese Messingzylinder sind in genau gleichen Entfernungen voneinander angebracht und tragen die später zu erwähnenden Glaszylinder. Die Aluminiumscheibe bietet Raum für acht von solchen Messingzylindern. Die vier hier benutzten können sämtlich vermittels der Löcher in der Aluminiumscheibe (Textfig. 2 *B*) leicht auf das Zentrum zu oder von ihm weg bewegt werden. Derartig ließ sich die Intensität der Zentrifugalkraft durch Ausgleich der Länge des Radius und Veränderung der Umlaufsgeschwindigkeit der Trommel *I* in jedem gewünschten Grade verändern. Die Aluminiumscheibe wurde an der Trommel *I* durch Metallbolzen (Textfig. 1 *S* und Textfig. 2 *C*) befestigt. Die benutzten Glaszylinder waren von zwei verschiedenen Größen und hatten 3 mm dicke Wände. Der größere hatte bei einer Länge von 55 mm einen Durchmesser von

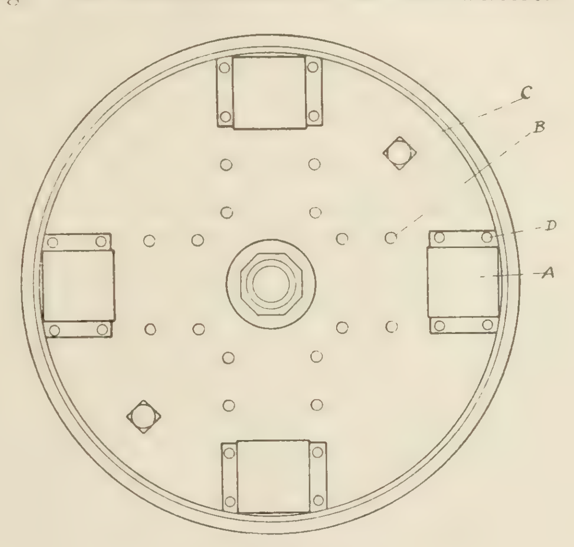


Fig. 2.

35 mm. Der kleinere war 55 mm lang bei 22 mm Durchmesser. Die Messingzylinder auf der Aluminiumscheibe waren abnehmbar und von verschiedener Größe, so daß die verschiedenen Glaszylinder benutzt werden konnten. Gelegentlich konnte der kleine Glaszylinder durch Vermittlung einer festen Korkhülle in dem großen Messingzylinder benutzt werden.

Experimenteller Teil.

Diese Untersuchung über die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Algen wurde teilweise unter Benutzung einer durch einen Wassermotor angetriebenen Zentrifuge angestellt, was gestattete, die Versuche ununterbrochen über jede beliebige Zeitspanne auszudehnen.

Oscillaria princeps wurde zuerst benutzt. Wenn die zur Anwendung kommende Kraft nicht sehr groß war, wurden die Exemplare während des Zentrifugierens zwischen einem Objektträger und einem Deckglas in ihrer Lage erhalten. Die zentripetalen[1]) Enden der Fäden wurden mit Gips befestigt[2]). Wenn diese Anordnung benutzt werden konnte, gestattete sie die Exemplare direkt unter dem Mikroskop zu beobachten, ohne sie nach ihrer Herausnahme aus der Zentrifuge weiter zu beunruhigen. Auch fuhren sie in dieser Lage für viele Tage fort zu leben und konnten wiederholt beobachtet werden.

In meinem ersten Experiment versuchte ich festzustellen, ob es möglich wäre, den Zellinhalt von *Oscillaria princeps* zu verlagern. Ich zentrifugierte daher die auf dem Boden der Glaszylinder angebrachten Exemplare 2 Tage und 4 Stunden lang mit einer Kraft von 1738 g.[3]). Diese Einwirkung jedenfalls verlagerte den Inhalt nicht. Auch das Wachstum der Fäden hatte nicht aufgehört, und die so charakteristischen Bewegungen dieser Pflanze waren nicht unterbrochen. Kurz, ich konnte nicht sehen, daß die Exemplare durch die lange und intensive zentrifugale Behandlung geschädigt worden seien, denn bei dem Vergleich mit den Kontrollexemplaren waren ihre Bewegungen ebenso kräftig und ihr Wachstum fast ebenso stark. Diesen Punkt werde ich in einer gesonderten Publi-

---

1) Ich gebrauche die Ausdrücke zentripetal und zentrifugal in dem gleichen Sinne, wie es in meinem früheren Aufsatze, a. a. O., S. 4 dargelegt wurde.

2) Pfeffer, W., Über Anwendung des Gipsverbandes für pflanzenphysiologische Studien, 1892.

3) g. = Anziehungskraft der Erde.

kation behandeln. Die Exemplare wurden sowohl quer zur Fadenrichtung wie längs zu ihr (wie oben) zentrifugiert, ohne daß eine Veränderung im Zellinhalt sichtbar war. Die geringe Größe der Zellen und besonders die Form des Chromatophors machen eine Verlagerung äußerst schwierig. Selbst die verschiedenen Granularsubstanzen, die häufig in der Zelle vorhanden sind, zeigten keinerlei Lageveränderung.

Bei einem zweiten Versuch wurden die Fäden von *Oscillaria princeps* 4400 g. für 2 Stunden und weiterhin 5843 g. für 3 Stunden unterworfen, aber es wurde keine Verlagerung des Inhalts erzielt. Bei einem dritten Experiment ließ man eine Stunde lang 13467 g.[1]) quer auf die Fäden wirken, ohne daß eine Verlagerung des Inhalts, Einstellung des Wachstums oder der gewohnten Bewegungen eintrat. Wenn *Oscillaria* zwischen Objektträger und Deckglas zentrifugiert wurde, wurden die Fäden meistens zerbrochen, aber sehr kurze, aus wenigen Zellen bestehende Stücke widerstanden oft einer Kraft von 1738 g. Bei Anwendung sehr hoher Zentrifugalkräfte, wie oben angeführt, war es notwendig, die Fäden direkt auf den Boden der Glaszylinder zu tun und sie transversal zu zentrifugieren, wie oben angegeben. Die Fäden waren dann in ihre scheibenförmigen Zellen auseinandergebrochen, die vom Ende aus beobachtet werden konnten, aber keine Verlagerung des Inhalts war zu konstatieren. Die Widerstandsfähigkeit solcher zartgebauten Pflanzen ist einigermaßen überraschend. Ebenso ist die Beobachtung von Interesse, daß bei allen Experimenten mit Zentrifugalkraft an *Oscillaria*, ihre charakteristischen Bewegungen weder aufhörten noch anscheinend verzögert wurden, obgleich die Zentrifugalkraft zwischen 1738 g. und dem hohen Betrage von 13467 g. wechselte. Dies wurde an Exemplaren von *Oscillaria* festgestellt, die direkt auf den Boden der Glaszylinder gebracht worden waren, auf deren Außenseite sich eine graduierte Skala befand. Die Maschine wurde für einige Sekunden zum Stillstand gebracht, und es konnte durch Beobachtung festgestellt werden, daß die für eine oder mehrere Stunden mit jedem Aufwand von Zentrifugalkraft zentrifugierten Exemplare sich ebensoweit bewegt hatten oder ausgestrahlt waren wie die Kontrollexemplare in derselben Zeit. Diese Bewegungen können also unter großen Erschwerungen und gegen großen Widerstand ausgeführt werden, wenigstens gegen gewisse Arten von Hindernissen, wie

---

1) Erhalten durch eine besondere Form elektrischer Zentrifuge.

z. B. seitlich einwirkende Zentrifugalkraft. Bei dem ersten Bewegungsexperiment, als 1738 g. eine Stunde lang in Anwendung kamen, bewegten sich die zentrifugierten Fäden während dieser Zeit, resp. sie strahlten von dem Zentrum der geringen Fadenmasse gleichmäßig nach allen Richtungen aus. Die Messung ergab, daß sich die Fäden in der gewöhnlichen Art und Weise um 5 mm fortbewegt hatten. Die Kontrollexemplare hatten sich binnen derselben Zeit ebenfalls um 5 mm bewegt. Die allgemeine Anordnung oder Erscheinung der Fäden, die in beiden Fällen von der sehr geringen zentralen Masse ausgestrahlt waren, wies bei den zentrifugierten und den Kontrollexemplaren nicht den geringsten Unterschied auf. In allen Fällen war die einzige Vorbedingung das Vorhandensein einer sehr dünnen Wasserschicht über den Exemplaren.

Bei dem zweiten Experiment wurden die Exemplare ebenfalls 1 Stunde lang zentrifugiert, jedoch mit einer Kraft von 5000 g. anstatt 1738 g. Der Bewegungsbetrag der zentrifugierten und der Kontrollexemplare war genau der gleiche. Beide bewegten sich während der einstündigen Dauer des Versuchs in strahlender Richtung um 5 mm von der geringen zentralen Masse hinweg. Dies zeigt, daß innerhalb der Versuchsgrenzen der Betrag der Bewegung bei Anwesenheit einer Kraft von 5000 g. ebenso groß war, als wenn 1738 g. zur Anwendung kamen. Eine längere Zeitdauer als 1 Stunde kam nicht zur Anwendung, und es ist nicht festgestellt worden, welche Einwirkung, wenn überhaupt, dies auf die Bewegungen haben könnte.

Bei dem dritten Experiment, in dem 13467 g. in Anwendung kamen, bewegten sich sowohl die zentrifugierten wie die Kontrollexemplare um 2 mm während der halbstündigen Dauer des Versuchs[1]). So weit also die Experimente gehen, hat es sich als nicht möglich erwiesen, die Bewegung bei *Oscillaria princeps* durch Zentrifugalkraft zu hemmen oder ihren Betrag sichtlich zu verringern.

Wenn eine Zentrifugalmaschine mit einer eingeschlossenen Trommel mehr als 1 Stunde bei sehr hoher Umdrehungszahl läuft, so hat die Trommel eine Neigung sich zu erhitzen. Dies wird durch die Reibung der schnell gedrehten Trommel mit der Luft ver-

1) Ernst Willy Schmidt hat kürzlich bei *Spirogyra* 11593 g. angewandt. „Das Verhalten von *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte“. Ber. d. bot. Gesellschaft, Bd. 32, 1914, Heft 1, S. 42.

ursacht. Infolgedessen muß bei lange fortgesetzten Experimenten mit großer Geschwindigkeit die nötige Vorsorge getroffen werden, die Exemplare vor Temperaturen zu bewahren, die ihrem normalen Verhalten während der Dauer des Versuchs ungünstig sein würden.

Closterium moniliferum.

Exemplare von *Closterium moniliferum* wurden zentrifugiert, indem einfach eine Anzahl der Pflanzen mit ein wenig Wasser in den Glaszylinder getan wurden. Eine größere Anzahl Exemplare war leicht dadurch zu erhalten, daß eine beträchtliche Menge des sie enthaltenden Wassers filtriert wurde. Da die Exemplare in verschiedenen Stellungen lagen, wirkte die Zentrifugalkraft in sehr vielen Richtungen auf diese einzelligen Pflanzen ein. Die Inhaltsbestandteile wurden infolgedessen einmal nach einem Ende hin, das andere Mal an die Seiten oder diagonal verlagert, je nach der Richtung, in welcher die Zentrifugalkraft gewirkt hatte.

Bei *Closterium moniliferum* genügt bereits die Einwirkung einer zentrifugalen Kraft von 1207 g. während der Dauer einer Minute, um eine Verlagerung des Zellinhalts zu bewirken. Wie Fig. 1, Taf. I[1]) zeigt, ist überall der Zellinhalt von den Wänden an das zentrifugale Ende getrieben worden, während er im Zentrum in einer strangartigen Masse über ungefähr ²/₃ der Zellenlänge hin verblieben ist. Das Chlorophyll sowohl als auch die Gipspartikelchen, welch letztere lebhafte Brownsche Bewegung aufwiesen, waren ebenfalls verlagert. Eine vollständige Rückkehr des Zellinhaltes vollzog sich bei 22° C in 3 Tagen. Protoplasmabewegung kann unter normalen Verhältnissen bei *Closterium moniliferum* deutlich gesehen werden. Sobald die Zentrifugalmaschine angehalten wurde, und die Exemplare geprüft werden konnten, was ungefähr innerhalb von 2 Minuten geschah, konnte eine außerordentlich lebhafte Protoplasmabewegung in allen Richtungen festgestellt werden. Ein Teil des Inhalts war sehr kompakt in das zentrifugale Ende der Zelle getrieben worden.

Fig. 1, Taf. I zeigt ein feines Netzwerk. Dieses war vor dem Zentrifugieren nicht sichtbar, wohl aber unmittelbar danach. Es stellte eine sehr schöne Anordnung von transparenten, polygonalen,

---

1) Von hier ab sind in dieser Abhandlung die angeführten Figuren auf Taf. I zu finden.

protoplasmatischen Platten dar, die so angeordnet waren, daß sie einer Honigwabe oder einer Schaumstruktur ähnlich waren. Dieselbe Erscheinung habe ich in Samenzellen von *Phaseolus multiflorus* beobachtet, wenn sie, nach erfolgtem Ankeimen, zentrifugiert worden waren[1]). Das Überraschende ist, daß diese zarten honigwabenartigen Strukturen durch die Zentrifugalkraft allein weder zerstört noch in das zentrifugale Ende der Zelle geschleudert wurden. Noch überraschender ist es, daß, wenn die schweren Zellbestandteile durch diese honigwabenartigen Strukturen hindurchgeworfen wurden, die letzteren nicht zerstört[2]) wurden oder daß wenigstens sichtbare Risse in den zarten Lamellen nicht vorhanden waren. Wenn dieselbe Zelle, wie Fig. 1, Taf. I zeigt, zentrifugiert und alle Inhaltsbestandteile ein zweites Mal verlagert wurden, war keine Einwirkung auf diese Strukturen erkennbar. Bei vielen Exemplaren von *Closterium moniliferum* war die Verlagerung des Inhalts vollständiger als es Fig. 1, Taf. I zeigt, indem die zentrale Portion sich nicht so weit gegen das zentrifugale Ende der Zelle hin erstreckte. Selten wurden die Zellen durch das Zentrifugieren und die Verlagerung ihres Inhalts getötet. Wenn nicht das letztere zufällig eintrat, so kehrte der Inhalt jeweils in seine ursprüngliche Anordnung zurück. Dieser Prozeß begann mit einem allseitigen Ausbreiten der zentrifugierten Masse. Diese zuerst sehr langsame Ausbreitung wurde allmählich geschwinder. Am Ende des ersten Tages bei 22° C war nur ungefähr $^1/_{10}$ der entleerten Area der Zelle zurückgekehrt. Am zweiten Tage wurde ungefähr ein Drittel des entleerten Gebietes wieder eingenommen und, wie bereits mitgeteilt, hatte der Inhalt am Ende des dritten Tages überall seine ursprüngliche Anordnung in der Zelle wieder angenommen. Der sich ausbreitende Inhalt war anfangs nicht von der gewöhnlichen Dichtigkeit, aber zeigte diese allmählich, während der Prozeß fortschritt. Die Rückkehr des Zellinhalts wurde in seiner Wiederverteilung wesentlich durch die oben erwähnten schnellen Protoplasmaströmungen unterstützt. Die Gipskristalle kehrten ebenfalls auf ihren früheren Platz in der Zelle zurück, obgleich sie, wie auch einige andere Bestandteile des Zellinhalts, eine Weile durch das sich bewegende Protoplasma in allen Richtungen transportiert wurden. Wenn der bewegliche Zellinhalt dicht in ein Ende

---

1) Andrews, F. M., a. a. O., S. 15.

2) Andrews, F. M., a. a. O., S. 15.

der Zelle getrieben worden war, so konnte festgestellt werden, daß er ungefähr $^1/_7$ des Zellvolumens einnahm. Falls der Inhalt auf eine Seite der Zelle geschleudert war, so erfolgte seine Wiederanordnung einigermaßen schneller, da in diesem Falle eine viel größere Oberfläche gegeben war, über die hin die Wiederanordnung eintreten konnte. Die durchschnittliche Zeit für die Wiederanordnung des Zellinhalts bei 22° C betrug bei einer großen Anzahl von Exemplaren, deren Inhalt nach einer der Seiten zentrifugiert worden war, 2 Tage.

Nachdem der Inhalt zurückgekehrt worden war, zentrifugierte ich dieselben Exemplare von *Closterium moniliferum* aufs neue mit 1207 g. wie zuvor. Der Inhalt wurde in der erwarteten Weise verlagert. Das eine Gefäß mit Exemplaren wurde ins Licht, das andere ins Dunkle gestellt. Der Inhalt kehrte bei allen Exemplaren zurück wie in dem vorigen Falle. Aber während bei den Exemplaren im Licht die Inhaltsbestandteile bei 22° C vollständig innerhalb von 3 Tagen zurückgekehrt waren, brauchten die im Dunkeln aufgestellten Exemplare eine beträchtlich längere Zeit, indem vollständige Wiederverteilung des Inhalts erst binnen 5 Tagen erfolgte. Da bei den im Lichte stehenden Zellen nach dem zweiten Zentrifugieren der Inhalt in derselben Zeit wie vorher zu seiner normalen Lagerung zurückkehrte, schien die Aktivität der Zellen unvermindert geblieben zu sein. Die Zellen schienen durch diese Behandlung nicht geschädigt zu sein.

Ich zentrifugierte dieselben Exemplare ein drittes Mal und stellte diejenigen, die im Lichte gewesen waren, wiederum ins Licht und die, die im Dunkeln gewesen waren, wieder ins Dunkle, um die Wirkung auf die Rückkehr des Zellinhalts zu beobachten. Der Inhalt kehrte bei den belichteten Exemplaren durchschnittlich in $3^1/_2$ Tagen zurück. Der Inhalt der ins Dunkle gestellten Exemplare brauchte 10 Tage, um vollständig zurückzukehren. Während die ins Licht gestellten Exemplare einen sehr geringen Unterschied zeigten, machte sich bei den dunkel gehaltenen ein sehr ausgeprägter Unterschied von 7 Tagen bemerkbar. Die Exemplare wurden einige Tage im Licht belassen und abermals zentrifugiert. Diesmal kehrte der Inhalt der Exemplare im Licht in 3 Tagen zurück, wie zuvor. Die im Dunkeln jedoch brauchten 12 Tage. Bei einem fünften Experiment wurden die Exemplare von *Closterium moniliferum* mit 1207 g. 1 Minute lang zentrifugiert. Der verlagerte Inhalt kehrte in den ins Licht gestellten Exemplaren abermals in 3 Tagen zurück.

Die ins Dunkle gestellten Exemplare wurden 3 Tage darin gelassen und dann ins Licht gestellt. Der Inhalt hatte sich nur über ungefähr $^1/_5$ der entleerten Zellarea von neuem ausgebreitet. Nachdem sie ins Licht gestellt worden waren, vollzog sich die vollständige Rückkehr des Zellinhalts binnen weiteren $2^1/_2$ Tagen, also im ganzen in $5^1/_2$ Tagen. Man sieht hieraus, daß die ziemlich rohe Behandlung wiederholten Zentrifugierens und Verlagerns des Zellinhalts die Zelle nicht sichtbar schädigte, wenigstens nicht irgendwie erheblich. Der Einfluß des Lichts beförderte eine schnellere Rückkehr des Inhalts, und Dunkelheit hatte eine einigermaßen hemmende Wirkung, wie vorauszusehen war. In vielen Fällen genügte die Kraft einer kleinen Handzentrifuge, um bequem den Inhalt bei *Closterium moniliferum* zu verlagern. Der zur Inhaltsverlagerung in Pflanzenzellen benötigte Betrag von Zentrifugalkraft hängt von der Anzahl g. und von der Betriebszeit ab. So waren z. B. 1207 g. erforderlich, um den Inhalt bei *Closterium moniliferum* zu verlagern, wenn die Zeit nur 1 Minute betragen sollte. Dagegen fand ich, daß bei 600 g. die zur Verlagerung des Inhalts erforderliche Zeit mindestens 45 Minuten betrug. Ein noch geringerer Kraftbetrag würde dasselbe leisten, wenn die Zeit wiederum stark verlängert würde. Durch eine große Anzahl von Experimenten stellte ich fest, daß 100 g. der geringste Betrag von Zentrifugalkraft ist, der hinreicht, um teilweise oder ganz den Inhalt der von mir benutzten *Closterium moniliferum* zu verlagern. Zu diesem Zwecke muß die Zentrifugalkraft auf die Zellen einen Tag und 15 Stunden lang ununterbrochen einwirken. Am Ende dieser Zeit war der Inhalt nur teilweise verlagert. Der Inhalt kehrte nach Einstellung des Zentrifugierens bei 22° C in einem Tage zurück. Man könnte annehmen, daß eine Verlagerung des Zellinhalts bei *Closterium moniliferum* ziemlich schwierig sei und zwar wegen der Form der Chloroplasten sowie der honigwabenartigen Lamellenanordnung, die schon vor dem Zentrifugieren bestehen dürfte. Aber die dünnen Lamellen scheinen keinen großen Widerstand zu leisten, da der Inhalt leicht durch die ganze Masse hindurchgeworfen wird, wie Sand durch Schaum, und ohne daß eine sehr beträchtliche Anzahl g. zur Anwendung kommt. Daß die honigwabenartige Struktur immerhin einen gewissen Widerstand aufweist, zeigt Fig. 1, Taf. I. Bei der Betrachtung dieser Figur wird man bemerken, daß der Inhalt von den Seiten der Zelle durchaus nach dem zentrifugalen Ende befördert worden ist. Im Zentrum der

Zelle jedoch hat die 1 Minute lange Einwirkung von 1207 g. den Inhalt nur teilweise verlagert, denn er bleibt in Form einer spitz zulaufenden Säule auf eine Strecke von vollen zwei Dritteln der Zelllänge erhalten. Alter, Lebenskraft, vor allem Größe der Zelle haben Einfluß auf die zur Verlagerung des Inhalts erforderliche Anzahl von g. Da diese Faktoren variieren, variiert, wie ich bei verschiedenen Zellen gefunden habe, der zur Verlagerung des Inhalts erforderliche Betrag von Zentrifugalkraft ebenfalls, und sogar bei derselben Zelle kann man Unterschiede feststellen. Die Richtung der Zentrifugalkraft ist in Fig. 1, Taf. I durch den Pfeil angezeigt. Selbst mit der höchsten Zentrifugalkraft, die ich erhalten konnte und die bei dem von mir benutzten Apparat 13467 g. betrug, wurde die Hautschicht bei keiner der von mir untersuchten Pflanzen von der Zellwand abgerissen oder bewegt. Daß die Hautschicht und auch die feinen Plasmalamellen durch die Zentrifugalkraft nicht abgerissen und an das zentrifugale Ende der Zelle geworfen werden, wird von Pfeffer[1]) folgendermaßen erklärt: „Daß ein sehr dünner Wandbelag und sehr feine Plasmalamellen sogar bei einer Zentrifugalwirkung = 4400 g. erhalten bleiben, erklärt sich, wie hier nur angedeutet sein mag, daraus, daß die umgelagerten Massen gegen die Zellwand gestützt sind, also keinen Zug ausüben, daß ferner die Kohäsion der zudem der Zellhaut adhärierenden Wandschicht mit der Verdünnung dieser zunimmt, und daß die besagte Zentrifugalwirkung bei kürzeren Zellen nicht ausreicht, um die osmotische Anpressung des Plasmaschlauches aufzuheben." Die Zellwand würde wahrscheinlich durch die Zentrifugalkraft zerbrochen oder zerquetscht werden, ehe es gelänge, die Hautschicht von ihr zu trennen. Obgleich die 13467 g. bei diesen Versuchen häufig in Anwendung kamen, ist es interessant festzustellen, daß die Mehrzahl der Zellen durch solche harte Behandlung nicht getötet und sogar nicht sichtbar geschädigt wurden.

Um festzustellen, wie lange Zeit der Inhalt von Pflanzenzellen brauchte, um bei verschiedenen Temperaturen zurückzukehren, wurde das folgende Experiment angestellt. Die Pflanzen oder Pflanzenteile wurden für $^1/_2$ Stunde mit einer Kraft von 5000 g. zentrifugiert, welche den Inhalt in all ihren Zellen verlagerte. Eine Pflanze oder ein Teil von jeder dem Experiment unterworfenen Pflanze wurde dann bei 25° und 15° C ins Licht gestellt. In allen

1) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II, S. 790.

Zellen kehrte der Inhalt schließlich zurück. Die ganzen zentrifugierten Pflanzen schienen sehr wenig durch die Verlagerung ihrer Zellinhalte gelitten zu haben, am wenigstens diejenigen, die in der höheren Temperatur gehalten worden waren. Dies Experiment, gleichwie auch andere in dieser Abhandlung, zeigt klar, daß viele Pflanzen imstande sind, die günstigsten Bedingungen zu empfinden, selbst wenn die Zellinhalte vollständig verlagert sind und die Zelle einem ziemlich ernstlichen Shock ausgesetzt war. Die nebenstehende Tabelle gibt die Pflanzen und die in jedem Falle zur Rückkehr des Zellinhalts nach dem Zentrifugieren erforderlich gewesene Zeit an.

Alle Blätter und andere in dem obigen Experiment benutzten Pflanzenteile waren jung und kräftig. Die benutzten Früchte waren nicht reif. Man ersieht aus nebenstehender Tabelle, daß die Rückkehr des Zellinhalts nach dem Zentrifugieren bei ein und derselben Pflanze weniger Zeit bei 25° als bei 15° C erforderte. In manchen Fällen wurde die Zeit auf die Hälfte und mehr reduziert. Bei 25° C erfolgte eine weit größere Reduktion der für die Rückkehr des Zellinhalts nötigen Zeit, als man voraussetzen möchte. Während bei 15° C in vielen Zellen ein oder mehrere Tage erforderlich waren, wurde der Betrag der nötigen Zeit bei 25° C manchmal bei derselben Pflanze auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Stunden herabgesetzt. Die Früchte der Versuchspflanzen brauchten ziemlich lange Zeit, die im Falle von *Cornus florida* bei 25° C 5 Tage betrug. Die Blattzellen von *Agave americana* brauchten eine längere und die Blattzellen von *Impatiens Sultani* eine ebensolange Zeit für die Rückkehr des Zellinhaltes, als die Fruchtzellen von *Pyrus floribunda* und *Crataegus coccinea*. Eine überraschend lange Zeitspanne brauchte der Zellinhalt von *Begonia manicata* zu seiner Rückkehr. Selbst bei 25° C waren 10 Tage erforderlich. Wenn die Blätter der in vorstehender Tabelle genannten Pflanzen zentrifugiert und dann dunkel gestellt wurden, kehrte der Inhalt zurück, aber die für die Rückkehr nötige Zeit war länger. Ganze etwa 7 cm hohe Pflanzen von *Stellaria media* wurden in der Längsrichtung mit 5000 g. nur 15 Minuten lang zentrifugiert. Im Laufe dieser kurzen Zeit waren sämtliche Zellinhalte verlagert. Wieder eingepflanzt kehrte in sämtliche Zellen der Inhalt binnen 5 Stunden zurück, und die Pflanzen fuhren fort zu wachsen. Der verlagerte Inhalt nahm bei kräftigen Exemplaren durchschnittlich $^1/_8$ des Zellvolumens ein.

Name der Pflanze	Tage oder Stunden, die der Inhalt brauchte, um bei den folgenden Temperaturen zurückzukehren 15° C	25° C
Thuya occidentalis (Blätter) . . .	4 Tage	1 Tag
Pinus strobus (Blätter)	3½ Tage	18 Stunden
Pinus austriaca (Blätter)	3 Tage	2 Tage
Pinus silvestris (Blätter)	4 Tage	2 Tage
Picea pungens (Blätter)	3 Tage	2 Tage
Picea excelsa (Blätter)	4 Tage	2 Tage
Picea nigra (Blätter)	3 Tage	1½ Tage
Taxus canadensis (Blätter) . . .	7 Tage	4 Tage
Ginkgo biloba (Blätter)	2 Tage	1½ Tage
Pyrus floribunda (Blätter) . . .	2 Tage	1 Tag
Pyrus floribunda (Frucht) . . .	3 Tage	2 Tage
Pyrus spectabilis (Blätter) . . .	3 Tage	1 Tag
Crataegus coccinea (Frucht) . . .	4 Tage	2 Tage
Ricinus communis (Blätter) . . .	2½ Tage	1 Tag
Hedera helix (Blätter)	2 Tage	20 Stunden
Pavia flava (Blätter)	3 Tage	2 Tage
Arctium lappa (Blätter)	2 Tage	1 Tag
Lysimachia nummularia (Blätter) .	18 Stunden	10 Stunden
Tropaeolum majus (Blätter) . . .	1½ Tage	8 Stunden
Plantago lanceolata (Blätter) . . .	2 Tage	1½ Stunden
Begonia manicata (Blätter) . . .	30 Tage	10 Tage
Ligustrum vulgare (Blätter) . . .	1 Tag	12 Stunden
Geranium sanguineum (Blätter) . .	2 Tage	1 Tag
Philadelphus coronarius (Blätter) .	2½ Tage	1 Tag
Viola palmata (Blätter)	1½ Tage	1 Tag
Setaria glauca (Blätter)	1 Tag	18 Stunden
Cornus florida (Frucht)	12 Tage	5 Tage
Agave americana (Teil des Blattes) .	6 Tage	4 Tage
Impatiens Sultani (Blätter) . . .	8 Tage	2 Tage
Primula sinensis (Blätter)	2 Tage	7 Stunden
Primula sinensis (Trichome) . . .	15 Stunden	5 Stunden
Nasturtium officinale (Blätter) . .	1 Tag	8 Stunden
Nasturtium officinale (Wurzeln) . .	10 Stunden	3 Stunden
Nasturtium officinale (Stengel) . .	18 Stunden	12 Stunden
Marchantia polymorpha (Thallus) .	3 Tage	1 Tag
Marchantia polymorpha (Gemmen) .	2 Tage	10 Stunden
Lunularia vulgaris (Thallus) . . .	4 Tage	2½ Tage
Lunularia vulgaris (Gemmen) . .	3 Tage	15 Stunden

Diese kurze Dauer war übrigens, wie ich durch andere Experimente dieser Art gezeigt habe, hinreichend, das Wachstum der Pflanzen in gewissem Umfange zu stören. Ähnliche Experimente wurden an *Salvinia natans* angestellt, wo 5000 g. für 30 Minuten zur Anwendung kamen. Alle Zellinhalte der Haare bei den schwimmenden Laubblättern[1]) wurden in einer kompakten Masse in das zentrifugale Ende der Zelle geworfen und nahmen dort ungefähr $^1/_3$ des Zellvolumens ein. Die Rückkehr erfolgte in 5 Stunden. Die Zellinhalte der schwimmenden Laubblätter selbst wurden ebenfalls verlagert und nahmen $^1/_4$ der Zellvolumina ein. Die Rückkehr erforderte einen Tag. Die Temperatur betrug 26° C. Die Pflanzen wurden durch dies Experiment, welches viermal wiederholt wurde, um festzustellen, welche Wirkung hervorgebracht werden würde, nicht getötet, sondern nur leicht geschädigt. Die Zellinhalte kehrten in allen Zellen binnen derselben Zeit zurück wie zuerst.

Ein einzelnes Experiment wurde mit *Mimosa pudica* angestellt, um zu sehen, welche Wirkung die Anwendung ziemlich hoher Zentrifugalkraft auf ihre Bewegungen haben möchte. Demgemäß wurden einige junge, kräftige Pflanzen in der Höhe von 8 cm 1 Stunde lang der Quere nach mit einer Kraft von 5000 g. zentrifugiert. Dies verlagerte den Zellinhalt in allen Teilen der Pflanze.

Die Pflanzen wurden sofort wieder eingepflanzt. In $^1/_2$ Stunde nach dem Zentrifugieren waren die Pflanzen imstande, auf eine leichte Berührung zu reagieren und hatten unter günstigen Bedingungen wenige Stunden später anscheinend ihre normale Empfindlichkeit wiedererhalten. Sobald die Pflanzen nach dem Zentrifugieren zeigten, daß sie empfindlich seien, wurden wieder Schnitte angefertigt und man konnte sehen, daß die Zellinhalte in einigen Parenchymzellen der Blättchen und in den Blattstielzellen oberhalb des Kissens noch nicht ganz zurückgekehrt waren. Die für vollständige Rückkehr des Inhalts benötigte Zeit betrug bei diesen Zellen 1 Stunde. Dies zeigt, daß der Zellinhalt nicht zurückzukehren braucht, bevor die Pflanze einen Reiz empfinden kann. Man möchte geneigt sein sich vorzustellen, daß eine solche Pflanze vielleicht dauernd invalide oder aber durch solch rauhe Behandlung getötet werden könnte. Nach einigen Tagen aber

1) Andrews, F. M. und Ellis, M. M., "Some Observations concerning the Reactions of the Leaf Hairs of *Salvinia natans*". Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1913, Vol. 40, p. 441—445.

waren die zentrifugierten Exemplare von *Mimosa pudica* gerade ebenso kräftig wie die Kontrollexemplare und schienen keine üblen Wirkungen des Experiments aufzuweisen.

Nukleolus.

Einer der Zwecke dieser Untersuchung war, das Schicksal des Nukleolus sicherzustellen. In meiner früheren Veröffentlichung zeigte sich, daß bei verschiedenen Pflanzen der Nukleolus aus dem Zellkern herausgeworfen werden kann[1]). In allen Fällen, in denen die zentrifugale Wirkung groß und lange genug fortgesetzt wurde, wurde der Kern gegen das zentrifugale Ende der Zelle hin geschleudert, der Nukleolus aus dem Kern herausgetrieben und gelegentlich gegen das zentrifugale Ende der Zelle geworfen. Bei mit Safranin gefärbten Exemplaren konnte der Nukleolus nach dem Zentrifugieren als eine rote Kugel in der Zelle außerhalb des Kernes gesehen werden. Aber der aus dem Kern herauszentrifugierte Nukleolus kann auch in lebenden Zellen ohne Färbung gesehen werden. Viele der folgenden Experimente wurden durch verschiedene Färbemethoden variiert. Durch das Herauswerfen des Nukleolus aus dem Kern wird letzterer nicht getötet, und der Nukleolus bleibt eine beträchtliche Zeitdauer intakt, häufig ganze 27 Tage[2]). Er kehrt nie wieder in den Kern zurück, sondern löst sich allmählich auf und verschwindet.

Ich erzog Sämlinge von *Zea Mays* in feuchter Luft, um ein dichtes Wachstum von Wurzelhaaren zu erzeugen. Diese Sämlinge hatten 2—3 cm lange Wurzeln und wurden in allen Fällen mit einer Kraft von 5000 g. 2 Stunden hindurch zentrifugiert. Die Wurzeln wurden zuerst nach der Spitze zu zentrifugiert, aber bei dieser Methode wurden viele Wurzelhaare zerbrochen. Infolgedessen wurden die Wurzeln quer zentrifugiert, wobei in den meisten Fällen die Zentrifugalkraft in Richtung der Spitze der Wurzelhaare wirksam war. Die Sämlinge wurden für das transversale Zentrifugieren in ihrer Lage gehalten, indem sie mit einer Seite in Gips eingebettet wurden und so auf der Unterseite eines kräftigen Korkes in den Glaszylindern gehalten wurden. In allen Experimenten wurden die beweglichen Inhaltsbestandteile inkl. des Zell-

1) Andrews, F. M., a. a. O., S. 36—37.

2) Andrews, F. M., a. a. O., S. 37.

kerns an das zentrifugale Ende der Haare geschleudert. Die Wiederverteilung des Inhalts in den Wurzelhaaren fand in zwei Stunden statt. Manchmal übrigens erreichte der Kern nicht das zentrifugale Ende der Haare, da ihm eine Protoplasmamasse vorausging und das zentrifugale Ende des Haars auf eine Strecke hin ausfüllte. Der Kern war häufig auf eine Strecke hin in diese Protoplasmamasse eingebettet. Bei der Wiederverteilung des Inhalts blieb der Kern nicht stets an oder nahe der Spitze des Wurzelhaars, selbst wenn er vor dem Zentrifugieren sich nahe der Spitze befunden hatte. In manchen Fällen begab sich der Kern in dem Wurzelhaar in seine frühere Lage zurück. In andern Wurzelhaaren bewegte er sich zu dem zentripetalen Ende, während er vor dem Zentrifugieren an oder nahe der Spitze gewesen war. Diese die Lage des Kerns betreffenden Tatsachen bewahrheiteten sich in jungen und kräftig wachsenden Wurzelhaaren ebenso wie in alten, die zu wachsen aufgehört hatten[1]). In einem andern Experiment wurden die Wurzelhaare von der Spitze nach der Basis zentrifugiert und zwar 2 Stunden mit 5000 g. wie vorher. Diese Kraft schleuderte allen beweglichen Inhalt von der Spitze der Haare zu der Basis, natürlich einschließlich des Zellkerns, der manchmal vor dem Zentrifugieren an oder nahe der Spitze des Haares sich befand. Hier wie zuvor kehrten in schnellwachsenden Haaren die Kerne nicht stets zu der Spitze zurück und verblieben dort. In manchen schnellwachsenden Haaren allerdings kehrte der Kern an die Spitze zurück, manchmal sogar ihr näher, als er vor dem Zentrifugieren gewesen war. Aber er kehrte nicht in allen Fällen zu der Spitze zurück, wenn er diese Stellung vor dem Zentrifugieren eingenommen hatte. In den meisten Wurzelhaaren kehrte er nur einen Teil der Strecke bis zur Spitze zurück. Dann nahm er entweder eine zentrale Haltung ein oder war der einen oder der andern Flanke ohne anscheinende Beziehung zu seiner früheren Stellung angelagert. Eine interessante Tatsache ist, daß, wo die Wurzelhaare von *Zea Mays* an der Wurzel sehr dicht standen, selbst 3000 g. sie nicht alle zerbrachen oder sie alle flach gegen die Wurzel trieben. Dies war der Fall, wo die Zentrifugalkraft direkt parallel zu der Längsachse der kurzen Haare einwirkte. Wie bei anderen Experimenten kehrte auch bei den Wurzelhaarzellen von *Zea Mays* der Inhalt in geringerer Zeit zurück, wenn nach der

1) Vgl. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, S. 24.

Flanke des Haars, als wenn nach einem der beiden Enden zentrifugiert wurde. Dies geschah, weil im ersteren Falle mehr Raum für die Wiederverteilung war. War nach der Seitenwand zentrifugiert worden, so brauchte es im allgemeinen 3/4 bis 1 Stunde zur Wiederverteilung des Zellinhalts.

Der Nukleolus wurde aus dem Kern der Wurzelhaarzellen von *Zea Mays* bei zweistündiger Anwendung von 5000 g. in praktisch jedem Falle herausgeworfen. Dies konnte sowohl bei lebenden wie bei gefärbten Exemplaren festgestellt werden. In einigen Fällen, in denen der Nukleolus nicht aus dem Kern geworfen wurde, rückte er aus seiner ursprünglichen Stellung im Kern fort. Er lag dann entweder direkt an der Kernmembran oder ragte teilweise aus ihr heraus. Der Kern wurde durch die Zentrifugalkraft einigermaßen in seiner Form verändert, besonders dann, wenn der Nukleolus sich durch die Kernsubstanz bewegt, und im Falle des Herausgeworfenwerdens die Kernmembran durchriß. Der Kern wurde durch diese Behandlung nicht getötet. Er nahm schließlich seine normale Gestalt wieder an und zeigte keine Spur der Verlagerung des Nukleolus. Der aus dem Kern herausgeworfene Nukleolus war in günstigen Fällen von Zeit zu Zeit sichtbar, und zwar so lange die Wurzelhaare lebten. In einigen Fällen begann der Nukleolus sich aufzulösen. Er trat nicht wieder in den Zellkern ein und wurde nie neugebildet. Die Haare wurden durch das Zentrifugieren nicht getötet, sondern lebten so lange wie die Kontrollexemplare.

Urtica dioica.

Ich experimentierte weiter an *Urtica dioica*, um festzustellen, ob der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen werden könnte, und was die Wirkung davon sein möchte. Die Trichome dieser Pflanze sind auch von Mottier[1]) zentrifugiert worden. Es gelang ihm nicht, den Nukleolus aus dem Kern hinauszuwerfen, da er nur 1820 g. 1—2 Stunden lang benutzte.

Große kräftige Schosse von *Urtica dioica* mit lebendigen Haaren können in Wasser gestellt 7 Tage am Leben bleiben und Protoplasmaströmung zeigen. Ein Epidermisstreifen wurde entfernt und in dem Glaszylinder in der gewöhnlichen Weise mit Gips zwischen

1) Mottier, D. M., The Effect of Centrifugal Force upon the Cell. Annals of Botany, 1899, Vol. 13, pp. 341—342.

Deckglas und Objektträger befestigt. Der Epidermisstreifen war bogenförmig angebracht, so daß die Zentrifugalkraft parallel zu der langen Achse der meisten Haare wirkte. Eine Kraft von 5000 g wurde während 2 Stunden ununterbrochen angewandt. Weder Epidermisstreifen noch Haare zerrissen während des Experiments. Fig. 2, Taf. I zeigt eines der Haare mit dem an das zentrifugale Ende der Zelle getriebenen Zellinhalt. In kräftigen Exemplaren nimmt der Inhalt durchschnittlich etwa 1/4 des Zellvolumens ein. Die Haare wurden sofort geprüft, nachdem sie von der Maschine genommen worden waren, was etwa in 2 Minuten der Fall war. In allen Fällen war gleich nach dem Zentrifugieren eine außerordentlich lebhafte Protoplasmaströmung sichtbar. Der Kern war gegen das zentrifugale Ende der Zelle getrieben, derart, daß er oft in den engen Teil der Zelle eingeklemmt wurde (Fig. 2). Der Nukleolus wurde herausgeworfen, und bei günstigen Exemplaren konnte er (Fig. 2 *D*) oft weiter unten gegen das zentrifugale Ende der Zelle hin inmitten des Zellinhalts gesehen werden. Der dislozierte Nukleolus war bei unmittelbarer Beobachtung nicht stets leicht zu sehen. Der Kern zeigte gelegentlich, besonders in gehörig gefärbten Exemplaren, die durch den Nukleolus bei seinem Passieren der Kernmembran gemachte Öffnung (Fig. 2). Infolge der schnellen Protoplasmaströmung fand die Wiederverteilung des Zellinhalts in 3 bis 5 Stunden statt.

Fig. 3, Taf. I zeigt ein anderes Haar von *Urtica dioica*, wo der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden ist. Eine deutliche Linie durch das Protoplasma hindurch ist sichtbar, verursacht offenbar durch den Nukleolus, als er seinen Weg tiefer nach dem zentrifugalen Ende der Zelle zu bahnte. Nach einiger Zeit verschwand diese Linie infolge der Protoplasmaströmungen. Fig. 3 zeigt an einem weiteren Fall, daß es nicht nötig ist, daß der Kern unbeweglich zwischen den Zellwänden festgehalten wird wie in Fig. 2, damit der Nukleolus hinausgeworfen werden kann. In Fig. 3 ist eine große Menge von Protoplasma so dicht in das zentrifugale Ende der Zelle gepreßt worden, daß eine weitere Bewegung des Kernes unmöglich war. Der Nukleolus jedoch, der ein weit höheres spezifisches Gewicht hatte, fuhr fort, seinen Weg weiter durch den dichten Zellinhalt zu forcieren. In Fig. 3 ist die schaumartige Beschaffenheit des Protoplasmas an dem zentripetalen Ende des vorgelagerten Zellinhalts angezeigt. — Kleine Zweige von *Urtica dioica* ebensowohl als Epidermisstreifen wurden nach dem Zentri-

fugieren in feuchte Kammern gebracht. Dasselbe geschah mit den Kontrollexemplaren. Die Exemplare lebten durchschnittlich 7 Tage. Dies ergab eine günstige Möglichkeit, das Verhalten der lebenden zentrifugierten Haare zu beobachten. Der Kern kehrte in einigen Fällen an seinen gewöhnlichen Platz an der Basis des Haars zurück und stellte seinen Zusammenhang mit dem Rest der Zelle durch protoplasmatische Verbindungen wieder her. In einigen andern Fällen nahm der Kern an der Basis des Haares eine wandständige Stellung ein. In sehr vielen Haaren kehrte der Kern nicht zur Basis des Haares zurück, sondern bewegte sich zuerst zu dem einen, dann zu einem andern Platze in dem Haar ohne Beziehung zu seiner gewöhnlichen Lage. Der Nukleolus trat nie wieder in den Kern ein. Auch wurde nie im Kern ein neuer Nukleolus gebildet, sondern er löste sich im Protoplasma auf.

Trichome der jungen Zweige von *Lycopersicum esculentum* wurden ebenfalls für 2 Stunden mit einer Kraft von 5000 g. zentrifugiert. Der bewegliche Zellinhalt wurde in einer dichten Masse nach dem zentrifugalen Ende der Zelle zusammengetrieben. Sobald das Präparat beobachtet werden konnte, war eine rapide Protoplasmabewegung in allen Richtungen sichtbar. Diese Bewegung verursachte eine Wiederverteilung des Protoplasmas binnen 1 Stunde. Vor dem Zentrifugieren lag der Kern in dem zentripetalen oder basalen Ende der Zelle. Bei der Wiederverteilung des Inhalts bewegte sich der Kern manchmal in seine ursprüngliche Stellung zurück, manchmal aber auch nur einen Teil des Weges. Der Nukleolus wurde aus dem Kern herausgeworfen (Fig. 4 u. 5, Taf. I). Er konnte meist im Protoplasma weiter gegen das zentrifugale Ende der Zelle zu liegend gesehen werden. In den Kern trat er nicht wieder ein, sondern wurde einfach von dem Protoplasma in der Zelle hierhin und dorthin geführt, bis er nicht länger unterschieden werden konnte oder sich auflöste. Ein anderer Nukleolus wurde niemals gebildet. Die kleinen zentrifugierten Trichome wurden bei 21° C in einer feuchten Kammer gehalten. Sie fuhren 5 Tage fort zu leben und Plasmaströmung zu zeigen. Dies gewährte reichliche Zeit, die Wirkung der Entfernung des Nukleolus auf den Kern zu beobachten. Der Kern war durch den Verlust seines Nukleolus anscheinend nicht geschädigt. Wie bei *Urtica dioica* war die kleine Öffnung in der Kernmembran, da wo der Nukleolus herausgeschleudert worden war, oft sichtbar (Fig. 4). Diese Öffnung schloß sich indessen bald und ließ keine Spur ihres

früheren Vorhandenseins zurück. Der Zellinhalt erfüllte in kräftigen Zellen, wie Fig. 5, wenn zentrifugiert, ungefähr $^1/_{15}$ ihres Volumens. Die schnelle Wiederausbreitung des Zellinhalts bei *Lycopersicum esculentum* zeigt Fig. 5. Die Trichomzelle wurde unmittelbar nach dem Zentrifugieren für 2 Minuten beständig beobachtet. Während dieses kurzen Zeitraums haben sich die beweglichen Protoplasmastränge über etwa $^1/_3$ der Zellänge ausgebreitet. Die Bewegung fand in allen Richtungen statt. Ich fand, daß 3000 g., die $^1/_2$ Stunde lang einwirkten, den beweglichen Zellinhalt bei dieser Pflanze zu verlagern vermochten, aber nicht hinreichten, um den Nukleolus aus dem Zellkern herauszuwerfen.

Torenia asiatica.

Bei *Torenia asiatica* ragt bekanntlich das obere Ende des Embryosacks aus der Mikropyle heraus. Der gesamte Eiapparat ist lediglich von der dünnen Wand des Embryosacks bedeckt. Der Eiapparat ist infolgedessen leicht sichtbar. In den Synergiden liegt der Kern im oberen Teil und die Vakuole im unteren. In der Oosphäre ist dies Verhältnis umgekehrt[1]).

Ich wünschte die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die Kerne des Eiapparats festzustellen. Ganze Ovarien mit ihren zahlreichen Ovulis wurden 2 Stunden mit einer Kraft von 5000 g zentrifugiert. Diese Kraft trieb den Inhalt des Embryosacks in allen Fällen gegen sein zentrifugales Ende hin. Manchmal war der Inhalt hinreichend, um den nicht aus der Mikropyle herausragenden Teil dicht anzufüllen. In manchen Fällen bildete der Inhalt des oberen Endes des Embryosacks eine Art Pfropfen in dem engen Teil und wurde nicht weiter gegen das zentrifugale Ende geworfen (Fig. 7, Taf. I). Gelegentlich wurde das hervorragende Ende des Embryosacks mehr oder weniger abgeplattet (Fig. 7). Wenn die Kraft in der Richtung des dünnen Endes des Embryosacks angriff, wurde der Eiapparat gewöhnlich losgerissen und gegen das zentrifugale Ende geworfen (Fig. 6 und 7). Häufig wurde auch nur die Eizelle abgerissen. Oder es wurde, wie in Fig. 9, die Eizelle und eine der Synergiden teilweise zerrissen. In einigen andern Fällen wurden die Wände der Eizelle und Synergiden beträchtlich durch die Zentrifugalkraft

1) Strasburger, E. und Koernicke, Max, Das botanische Praktikum. Fünfte Auflage, 1913, S. 619.

ausgedehnt (Fig. 10). Die Wände des gesamten Eiapparates waren folglich einer beträchtlichen Ausdehnung fähig, ohne zu brechen, und waren stärker, als man voraussetzen möchte.

Ich wünschte ferner die Einwirkung der Zentrifugalkraft hauptsächlich auf den Inhalt des Eiapparates festzustellen. In allen Fällen wurde der Inhalt sowohl der Synergiden als auch der Eizelle in das zentrifugale Ende geworfen. Bei reifen Exemplaren machte der Inhalt des Eiapparats ungefähr $^1/_6$ des Volumens jeder Zelle aus. Die Kerne der Synergiden wurden durch die oben erwähnte Vakuole in ihrem unteren Ende hindurchgeworfen. Die Nukleoli wurden in fast allen Fällen aus den Kernen herausgeworfen und konnten im allgemeinen in dem zentrifugalen Ende der Eiapparatzellen gesehen werden. Manchmal konnten sie wegen ihres geringen Umfanges in dem umgebenden Protoplasma nicht gesehen werden. Vor dem Zentrifugieren konnte keine Protoplasmabewegung in dem Protoplasma des Eiapparates direkt gesehen werden. Nachdem jedoch der Inhalt verlagert war, wie in Fig. 10, Taf. I, war oft in der Eizelle eine schwache Protoplasmabewegung sichtbar. Wenn der Eiapparat nicht von der Wand des Embryosacks losgerissen worden war, breitete sich der Inhalt in allen drei Zellen im allgemeinen in 7 Stunden wieder aus. War dagegen der Eiapparat selbst verlagert, wie in Fig. 6 abgebildet, so trat keine Wiederausbreitung des Inhalts ein, da die Zellen dann nur eine kurze Zeit am Leben zu bleiben schienen. Wirkte die Zentrifugalkraft in Richtung des verbreiterten Endes des Embryosacks, so riß die Wand oft, und der Eiapparat mitsamt Inhalt wurde herausgeschleudert. In manchen Ovulis wurde der außerhalb der Mikropyle liegende Teil des Embryosacks durch die zweistündige Wirkung einer Kraft von 5000 g. abgerissen. Im allgemeinen verlagerten 3000 g. den Zellinhalt, wenn sie für mehrere Stunden in Anwendung kamen. Diese Kraft verursachte weder ein Zerreißen der Wände des Eiapparates noch eine Verlagerung der Nukleoli. Die Zellen des Eiapparates von *Torenia asiatica* sind also ungeachtet ihrer anscheinenden Zartheit imstande, einem überraschend hohen Betrage rauher Behandlung zu widerstehen. Der Nukleolus trat nicht wieder in den Kern ein und wurde nicht neugebildet.

Tradescantia virginica.

Da der Prozeß der Kern- und Zellteilung in den lebenden Zellen der Staubfädenhaare von *Tradescantia virginica* leicht direkt

verfolgt und beobachtet werden kann[1]), war diese Pflanze für die folgende Untersuchung besonders gut geeignet. Für einige Experimente wählte ich kleine ungestielte Knospen, deren Staubfadenhaarzellen entweder in Teilung begriffen oder zur Teilung bereit waren. Diese Knospen wurden in konischen Aushöhlungen in Kork angebracht und durch Gips festgehalten. Bei andern Experimenten wurden alle Teile der jungen Blüte entfernt bis auf einen Staubfaden mit seinen angewachsenen Haaren, deren Zellen in dem für die Teilung geeigneten Zustande waren. Dieser einzelne Staubfaden wurde mittels Gips zwischen Objektträger und Deckglas befestigt. Diese letzte Methode, obschon keineswegs ebenso sicher oder bequem, war notwendig, um direkt und sicher das Verhalten des Zellkerns unter dem Einflusse des Zentrifugierens beobachten zu können. Bei jeder der genannten Methoden wirkte die Zentrifugalkraft auf die meisten Zellen der Staubfadenhaare parallel zu ihrer Längsachse. Immer konnte dies nicht der Fall sein, da die Haare oft ineinander gewirrt oder so gelagert waren, daß die Zentrifugalkraft mehr oder weniger in einem Winkel zu der Längsachse eines Teils der Zellen wirkte.

Mein Zweck war zunächst, die allgemeine Wirkung der Zentrifugalkraft auf den Zellinhalt festzustellen. Die Zellen wurden zuerst 1 Stunde lang einer Kraft von 5000 g. unterworfen. Sie wurden sodann schnell geprüft, was 2 bis 5 Minuten dauerte, wenn ganze Knospen zentrifugiert worden waren. Die meisten Zellen waren unverletzt. Wenn ein einzelner Staubfaden zwischen Objektträger und Deckglas zentrifugiert worden war, war etwa ein Viertel der Zellen verletzt oder getötet. Hieran trug also sicher nicht die Zentrifugalkraft allein die Schuld, sondern hauptsächlich die Manipulationen der Vorbereitung, so sorgfältig letztere auch ausgeführt werden mochte. — Jedenfalls waren alle beweglichen Inhaltsbestandteile in einer kompakten Masse in das zentrifugale Ende der Zelle geschleudert worden. Aktive Zirkulation des Protoplasmas war unmittelbar sichtbar und erstreckte sich in allen Richtungen. So schnell waren die Strömungen des Protoplasmas, daß die Wiederverteilung durchschnittlich in 5 Minuten erfolgte. Der Zellkern kehrte nicht stets zu seiner ursprünglichen Lage zurück.

---

1) Strasburger, E. und Koernicke, Max, Das botanische Praktikum. Fünfte Auflage, 1913, S. 657. — Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. Dritte Auflage, 1880, S. 109. — Lundegardh, H., Zur Kern- und Zellteilung an lebenden Objekten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, 1912, S. 263 ff.

In den meisten Fällen bewegte sich der verlagerte Kern von dem zentrifugalen Ende der Zelle zurück und nahm dann irgendwo in der Zelle, ohne Beziehung zu seiner früheren Lage, wie man erwarten könnte, seinen Platz ein. In Zellen wie Fig. 11, Taf. I füllte der verlagerbare Inhalt etwa $^1/_5$ des Zellvolumens aus. In jüngeren Zellen wie Fig. 12 füllte der Inhalt die Zelle nahezu vollständig an.

Bei *Tradescantia virginica* hat der Zellkern oft mehrere Nukleoli. Ich unterwarf die Staubfadenhaarzellen 5000 g. während 2 Stunden. Der Inhalt wurde verlagert wie zuvor. In allen lebenden Zellen wurde der Kern nach dem zentrifugalen Ende geworfen.

Manchmal erreichte der Kern das zentrifugale Ende nicht, dank dem Umstande, daß die Zelle bisweilen eng wird. Dann blieb der Kern zwischen den Zellwänden stecken (Fig. 13 und 14, Taf. I). In anderen Zellen wurde der Kern durch eine ihm vorausgehende Protoplasmamasse festgehalten. Wie der Kern auch immer gehalten wurde, ob durch die Zellwände oder das Protoplasma, ob einer oder mehrere, die Nukleoli wurden stets aus dem Kern herausgeworfen. Das spezifische Gewicht der Nukleoli war groß genug, um sie während der 2 Stunden Zentrifugierens den ganzen Weg oder doch ziemlich den ganzen Weg durch das Protoplasma hindurchzuführen (Fig. 13, 14 und 15). Wie in anderen Zellen riß der Nukleolus die Kernmembran durch und hinterließ eine Öffnung, die häufig einige Zeit hindurch sichtbar blieb. Der Kern selbst wurde durch die starke Zentrifugalkraft bisweilen in seiner Gestalt verändert oder abgeplattet (Fig. 15). Durch Anwendung von 5000 g. während 2 Stunden wurde der Kern nicht getötet. Er nahm schließlich seine frühere Gestalt wieder an und bewegte sich in vielen Fällen nach dem zentripetalen Ende der Zelle zurück. Der Nukleolus trat nicht wieder in den Kern ein, und ein neuer Nukleolus oder mehrere Nukleoli wurden nicht im Kern gebildet. Auf dem Objektträger befestigte Exemplare konnten 10 bis 24 Stunden lebendig erhalten und so von Zeit zu Zeit beobachtet werden. Ganze Knospen, die zentrifugiert und dann auf feuchtes Filtrierpapier in eine feuchte Kammer gebracht worden waren, blieben 10 Tage am Leben. Derart wurden die Staubfadenhaarzellen eine beträchtliche Zeit hindurch geprüft. In allen Fällen wurde der Nukleolus in dem strömenden Protoplasma schließlich aus dem Gesicht verloren oder aufgelöst. Einzelne Haare wurden auch in einem Tropfen

einer 1proz. Zuckerlösung in die feuchte Kammer gebracht[1]), wobei die Exemplare für nahezu 24 Stunden lebendig und kräftig blieben. Obwohl die Nukleoli bei *Tradescantia virginica* von größerem spezifischen Gewicht als das Protoplasma sind, muß die Zentrifugalkraft für einige Zeit einwirken, um sie vollständig aus dem Kern herauszuschleudern. Experimente, bei denen 5000 g. für ½ Stunde in Anwendung kommen, fallen in der Regel unbefriedigend aus.

Die Entfernung des Nukleolus scheint keine Wirkung auf den Zellkern zu haben. Die Kernmembran wird zerrissen, und der Nukleolus, indem er seinen Weg durch die Kernmasse bahnt, bringt offenbare Verletzungen hervor. Abgesehen von der allgemeinen Wirkung der Zentrifugalkraft auf den Kern selbst, ist diese Verlagerung des Nukleolus an sich hinreichend, zu zeigen, daß der Kern kein so zartes Gefüge hat, als man anzunehmen geneigt sein möchte. Daß der Kern imstande ist, seine Membran in verhältnismäßig kurzer Zeit wiederherzustellen und wie vorher weiterzuleben, sich zu teilen oder seine Funktionen auszuüben, beweist eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit gegenüber einem mechanischen Insult. Die Entfernung des Nukleolus hindert nicht die Bildung der Chromosomen. Ein seines Nukleolus beraubter Kern kann sich genau in derselben Weise teilen wie ein Kern, der seinen Nukleolus behalten hat. Wenn der Nukleolus zur Ernährung dienen sollte, so können wir nicht sagen, daß dies für irgend eine besondere Struktur nötig wäre. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden ist, so kann das Baumaterial natürlicherweise nicht ganz oder teilweise von ihm genommen werden. Die Chromosomen und andere Kernstrukturen, die bei Abwesenheit des Nukleolus in durchaus normaler Weise gebildet werden, müssen aus anderen Quellen herstammen. Strasburger sagt, als er von den Kernen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* spricht: „Gleichzeitig nehmen die beiden Tochterkerne an Größe zu, und es liegt die Annahme nahe, daß sie sich auf Kosten des umgebenden Cytoplasma ernähren“[2]).

Da der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen werden kann, scheint keine Rechtfertigung für Dixons Hypothese zu sein, daß er eine Rolle bei der Vererbung spielt[3]). Wagners Abhand-

1) Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, S. 110.
2) Strasburger, E., Das botanische Praktikum, 4. Aufl., 1902, S. 601.
3) Dixon, H. H., Annals of Botany, Vol. 13, 1899, pp. 269—278.

lung sollte in diesem Zusammenhang verglichen werden[1]). Auch Němec[2]) hat andere Gründe angegeben, weshalb der Nukleolus für die Erblichkeit nicht von Bedeutung ist. Da die Chromosomen in normaler Weise gebildet werden, auch wenn der Nukleolus aus dem Kern geworfen ist, so kann Georgevitchs[3]) Vorstellung, daß die Chromosomen direkt von dem Nukleolus herstammen, nicht korrekt sein. Auch Němec hat gezeigt, daß diese Vorstellung Georgevitchs unrichtig ist[4]). In dieser Art ist häufig dem Kern und seinen Bestandteilen eine ungerechtfertigte Wichtigkeit beigelegt worden.

Es ist sogar nicht zweifelsfrei festgestellt worden, daß der Zellkern selbst der Träger der erblichen Eigenschaften ist. Denn Pfeffer sagt: „Da mit dem Samenfaden (wie es scheint, in allen Fällen bei der Befruchtung) der Eizelle auch Cytoplasma zugeführt wird, so kann schon dieserhalb aus den bezüglichen Erfahrungen die Alleinherrschaft des Kernes mit Recht nicht gefolgert werden, und für das Dogma, daß der Kern der alleinige Träger der Erbmasse sei, ist ein zwingender Beweis überhaupt nicht erbracht worden"[5]). Verworn hat ebenfalls die verschiedenen Ansichten über die Rolle des Kerns bei der Vererbung besprochen[6]). Auch die Diskussion von Němec[7]) über „Der Kern als Träger des Idioplasmas" und die von ihm zitierte Literatur sollte zu Rate gezogen werden. Němec sagt: „Die Hypothese, daß der Kern als alleiniger stofflicher Träger der Vererbung fungiert, wurde von Strasburger (1884) und O. Hertwig ausgesprochen, unzweideutig bewiesen wurde diese Annahme nicht"[8]). Dixon[9]) stellt fest, Wilson zitierend, daß Haeckel diese Anschauung bereits 1866 ausgesprochen habe. Wilson sagt[10]) „that Haeckel expressed this view as early as 1866 — only, however, as a speculation".

---

1) Wagner, Harold, The Nucleolus and Nuclear Division in the Root-Apex of *Phaseolus*. Annals of Botany, Vol. 18, 1904, S. 29—55.

2) Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge, 1910, S. 466.

3) Georgevitch, P., Zur Nukleolusfrage. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. 23, 1908, S. 45—53.

4) Němec, B., a. a. O., S. 323.

5) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, 1897, S. 46.

6) Verworn, Max, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., 1901, S. 529—536.

7) Němec, B., a. a. O., S. 461—483.

8) Němec, B., a. a. O., S. 46.

9) Dixon, H. H., a. a. O., p. 269.

10) Wilson, E. B., The Cell in Development and Inheritance, 2nd Edition 1911, p. 7.

Die Einwirkung der Zentrifugalkraft auf die Kernteilung in den Zellen von *Tradescantia virginica* ist eine interessante Frage. Zu diesem Zwecke wurden die Zellen zunächst einer zweistündigen Zentrifugalwirkung von 5000 g. unterworfen. Dieser Betrag der Kraft trieb den sich teilenden Kern an das zentrifugale Ende der Zelle. Die Chromosomen und die Spindel wurden ebenso vollständig nach dem zentrifugalen Ende der Zelle hingetrieben, wie es mit dem ganzen Zellkern vor der Teilung der Fall gewesen war. Bei Anwendung von 5000 g. wurden Spindel und Chromosomen in den meisten Fällen als eine unterscheidbare Masse an das Ende der Zelle geworfen. Bei einigen Zellen jedoch war dies nicht der Fall. Wenn die Chromosomen sich an den Polen befanden und die Spindel so verlagert wurde, daß sie mit ihrer Längsachse parallel an der Querwand des zentrifugalen Endes der Zelle lag, wurde die Spindel öfters nicht zerquetscht. Dies zeigt, daß sie eine starrere Struktur besitzt, als man voraussetzen möchte. Auch bei sich teilenden Wurzelzellen von *Vicia faba* habe ich das gleiche beobachtet. Wenn sich jedoch die Chromosomen an der Äquatorialplatte befanden, wurde die Spindel in dieser Lage durch das Gewicht derselben platt gedrückt. Die Spindel wurde ebenfalls fast immer zerdrückt, wenn 5000 g. parallel zu ihrer Längsachse einwirkten, während die Chromosomen sich an den Polen befanden. Häufig wurde die Spindel dadurch zerquetscht, daß eine Protoplasmamasse auf sie niedergedrückt oder durch sie hindurchgeschleudert wurde. In allen Fällen, in denen die Zelle nicht getötet wurde, kehrte der Inhalt zurück, der Kern stellte sich gegebenenfalls wieder her und teilte sich schließlich in vielen Fällen, wenn die Zelle jung war.

Da durch 5000 g. die Spindel im allgemeinen zerquetscht und der Kern meist arg beschädigt wurde, verminderte ich die Kraft. Durch zahlreiche Experimente fand ich heraus, daß der Kern einer Kraft von ungefähr 1107 g. widerstehen konnte, ohne in den meisten Fällen ernstlich beschädigt zu werden. Es ist überraschend, daß der sich teilende Kern auch nur 1107 g. aushalten kann, ohne gänzlich zerstört zu werden. Bei halbstündiger Anwendung von 1107 g. wurden Kern und Zellinhalt an das zentrifugale Ende der Zelle verlagert. In manchen Fällen bewegte sich der Kern nach dem zentripetalen Ende der Zelle zurück, ungefähr in seine frühere Stellung. Manchmal tat er dies nicht und verblieb an oder nahe dem zentrifugalen Zellende, und in manchen Fällen teilte er sich

unter Bildung einer kurzen und einer langen Zelle. Dies ist auch durch Mottier[1]) bei derselben Pflanze festgestellt worden, und ich kann somit diesen Punkt bestätigen.

Ich wünschte demnächst festzustellen, ob der Kern imstande sei, sich während des Zentrifugierens zu teilen. Um hierüber ins klare zu kommen, befestigte ich in der beschriebenen Weise einen einzelnen Staubfaden auf dem Objektträger, so daß das Präparat sowohl vor als nach dem Zentrifugieren beobachtet werden konnte. Ich wählte einen Staubfaden, dessen Haarzellen sich nicht teilten, aber jung und in teilungsfähigem Zustande waren. Ich zentrifugierte 3 Stunden ununterbrochen mit 1107 g. Bei Nachprüfung der Haare fand ich, daß Kern und andere Zellinhaltsbestandteile sich an das zentrifugale Ende der Zelle begeben hatten. Der Kern einer jeden zur Teilung bereit gewesenen Zelle hatte sich nicht nur zu teilen begonnen, sondern hatte in den meisten Fällen seine Teilung zu Ende geführt und eine Zellwand gebildet. Daß der Kern unter solchen Umständen sich zu teilen vermag, zeigt eine überraschende Widerstandsfähigkeit des in Teilung begriffenen Kernes. Weitere Experimente wurden in derselben Weise mit 1107 g. angestellt, aber die Dauer des Zentrifugierens auf 2 Stunden beschränkt. Die Kerne teilten sich während des Zentrifugierens wie zuvor. Die Kontrollexemplare vollendeten ihre Teilung durchschnittlich in 1 Stunde und 30 Minuten. Die zentrifugierten Kerne brauchten durchschnittlich 2 Stunden, um sich zu teilen.

Morgan[2]) hat gezeigt, daß die Eier gewisser Tiere, wie die von *Cumingia* und *Cerebratulus*, sich während des Zentrifugierens zu teilen vermögen. Eine derartige Teilung ist auf Taf. 2, Fig. *U* von Morgans Abhandlung abgebildet.

Ich fand häufig, daß wenn ein Staubfadenhaar mit sich teilenden Zellen auf einem Objektträger in die Maschine gesetzt wurde, die Kernspindel bogenförmig gekrümmt wurde (Fig. 16, Taf. I). Dies ist auch von Mottier[3]) gefunden worden. Er stellt fest, daß die bei der Teilung erzeugte Wand, wie auf seiner Fig. 7, nur wenig schief steht[3]). Ich habe demgegenüber gefunden, daß

---

1) Mottier, D. M., The Effect of Centrifugal Force upon the Cell. Annals of Botany, Vol. 13, 1899, p. 339.

2) Morgan, T. H., Journal of Experimental Zoology, 1910, Vol. 9, p. 610.

3) Mottier, D. M., l. c., p. 338.

ein solcher sich teilender Kern eine mehr oder weniger schief stehende Wand bildete, entsprechend dem Betrage, um den sich die Kernspindel während des Zentrifugierens gedreht hatte. Oft war eine Abweichung der Wand um einen Winkel von 35° (Fig. 22) oder von 45° (Fig. 23) nicht ungewöhnlich. Die Fig. 16 bis 21 zeigen die Bildung der schiefen Wand. Fig. 21 zeigt eine gekrümmte Spindel mit der fertigen diagonalen Wand. Die Spindelfasern eines derartigen sich teilenden Kernes sind folglich von ungleicher Länge. Die Zeichnung zeigt auch, daß die bei der Kernteilung erzeugte Wand nicht den gleichen Abstand von beiden Polen zu haben braucht. In manchen Zellen wurde der in Teilung begriffene Kern während des Zentrifugierens um einen Winkel von 80° gedreht. Der Kern lagerte sich dann in dem zentrifugalen Ende der Zelle derartig, daß die Längsachse seiner Spindel quer oder nahezu quer durch die Zelle hindurchging. Dann bildete der Kern bei seiner Teilung eine Wand, die beinahe in der Längsrichtung der Zelle stand (Fig. 24 und 25).

Die schiefe Wand, die meine Fig. 16 bis 21 aufweisen, wurde bisweilen gebildet, während junge Staubfadenhaare ununterbrochen in der Maschine mit 1107 g. zentrifugiert wurden. Der Prozeß der Kernteilung wurde durchschnittlich um 40 Minuten über die gewöhnliche Zeitdauer hinaus verlängert.

Der Kern teilte sich übrigens binnen kürzerer Zeit, wenn die Zellwand quer stand, als wenn der Kern eine schiefstehende Wand bildete.

Lillie[1]) hat gezeigt, daß die Spindel des Eies von *Chaetopterus* durch Zentrifugieren bewegt werden kann und verschiedene Lagen im Ei einnimmt. Morgan[2]) hat dasselbe gezeigt. Morgan hat in seiner Abhandlung auch beschrieben, daß die Spindel durch Zentrifugalkraft gekrümmt werden kann, und hat dies Fig. 32 und 33 auf Taf. 6 abgebildet.

Einige der Spindeln in meinen Experimenten wurden gelegentlich durch 1107 g. zerstört, aber nur in wenigen Fällen. Lillie[3]) dagegen unterwarf die Spindel des Eies von *Chaetopterus* einer Zentrifugalkraft von „7800 revolutions in a minute at a radius of 6 cm“, ohne die Spindel zu zerquetschen.

---

1) Lillie, Frank R., Karyokinetic Figures of Centrifuged Eggs, An Experimental test of the Center of Force Hypothesis. Biological Bulletin, Vol. 17, p. 108—112.

2) Morgan, T. H., l. c., p. 624, 628, 634.

3) Lillie, Frank R., l. c., p. 111, Fig. 6.

In manchen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* fand ich kernlose Zellen und andere mit zwei und manchmal sogar mit drei Kernen. Fig. 26, Taf. I zeigt fünf Zellen eines Staubfadenhaares, von dessen Zellen zwei, *a* und *b*, keinen Kern haben, während eine andere Zelle *c* drei Kerne hat. Fig. 27 zeigt zwei Kerne in einer Zelle. Diese Erscheinung ist, wie Miehe in seiner bewundernswerten Arbeit gezeigt hat [1]), auf Beschädigung zurückzuführen. Arnoldi [2]) hat ebenfalls die Anwesenheit der Hofmeisterschen Körper [3]) in der Eizelle der Abietineen auf diese Ursache zurückgeführt. Farmer [4]) hat ebenfalls dasselbe erwiesen. Němec [5]) gibt in seinem Buch eine vortreffliche Schilderung von Kernen, die von einer Zelle zur andern wandern. Bei *Tradescantia* sterben die ihres Kernes beraubten Zellen (Fig. 26 *a* und *b*) eher als die Zellen, die einen oder mehrere Kerne besitzen (Fig. 26 *c*). In meinen Experimenten wandern die Kerne durch die Wände infolge von Beschädigung entweder bei der Präparation oder beim Zentrifugieren. Fig. 28 und 29 zeigen Zellen, in denen der Kern nur halbwegs durch die Zellwand hindurch gegangen ist. Ich beobachtete Kernwanderung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* in keinem Falle, in dem die Zellen nicht ziemlich schwer beschädigt worden waren.

Zusammenfassung.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse der in dieser Abhandlung dargestellten Untersuchungen können kurz wie folgt aufgezählt werden:

1. Das Zentrifugieren von *Oscillaria princeps* mit der höchsten zur Verfügung stehenden Zahl von g. verursachte keine Verlagerung des Zellinhalts. Auch brachte es die Bewegungen der Pflanze weder zum Stillstand noch verlangsamte es sie sichtlich.

2. Die 1 Minute lang dauernde Einwirkung einer Zentrifugalkraft von 1207 g. ist hinreichend, um den Inhalt von *Closterium moniliferum* zu verlagern. Nach dem Zentrifugieren zeigte sich

---

1) Miehe, Hugo, Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, Bd. 88, 1901, S. 105.

2) Arnoldi, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. Flora, Bd. 87, 1900.

3) Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen, 1851.

4) Farmer, J. B., Nature, 1903, Vol. 68, p. 71.

5) Němec, B., a. a. O., S. 237 ff.

eine schaumartige Struktur und rapide Plasmabewegung. Der Zellinhalt kehrte in allen Fällen zurück. Jedoch brauchte der Zellinhalt im Dunkeln eine längere Zeit für seine Rückkehr als im Licht.

3. Der verlagerte Zellinhalt kehrt bei den in Tabelle I aufgezählten Pflanzen bei 25° C in kürzerer Zeit zurück als bei 15° C.

4. Ganze zentrifugierte Pflanzen von *Mimosa pudica* erhielten ihre Empfindlichkeit teilweise in ½ Stunde zurück, obwohl der Zellinhalt in einigen der Parenchymzellen der Blättchen und Stiele noch nicht vollständig zurückgekehrt war.

5. Der Kern wurde in jeder zentrifugierten Zelle an das zentrifugale Ende geschleudert. Er wurde durch das Zentrifugieren oder das Herauswerfen des Nukleolus nicht getötet oder sichtlich schwer geschädigt. Wenn sich der Kern vor dem Zentrifugieren an der Stelle des stärksten Wachstums befand und aus dieser Stellung vertrieben worden war, kehrte er manchmal an dieselbe Stelle zurück. In den meisten Fällen jedoch kehrte er nicht zu der Stelle des stärksten Wachstums zurück, sondern nahm nach dem Zentrifugieren irgend eine Lage in der Zelle ein ohne Beziehung auf seinen früheren Ort.

6. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden war, trat er nicht wieder in den Kern ein und wurde auch nicht neugebildet.

7. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden war, teilte sich der letztere in völlig normaler Weise. Während der Teilung benahm sich der Kern in jeder Hinsicht ebenso, als ob der Nukleolus vorhanden gewesen wäre.

8. Das Schicksal des durch Zentrifugalkraft aus dem Kern herausgeworfenen Nukleolus ist, daß er sich auflöst und in dem allgemeinen Zellinhalt verschwindet.

9. Der Kern der Staubfadenhaarzellen von *Tradescantia virginica* kann sich während des Zentrifugierens teilen oder eine Zellwand bilden, wenn eine Kraft von 1107 g. oder weniger zur Anwendung kommt.

10. Manchmal ist die durch einen zentrifugierten Kern gebildete Wand nicht quergestellt, sondern mehr oder weniger schief. In einigen wenigen Fällen wurde die Wand beinahe parallel der Längsachse der Zelle gebildet, indem die Spindel des sich teilenden Kerns um einen Winkel von fast 80° gedreht wurde. Im Falle sich eine schiefe Wand bildete, waren die Spindelfasern von ungleicher Länge.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Closterium moniliferum* mit verlagertem Inhalt und protoplasmatischen Lamellen.

Fig. 2 und 3. Haare von *Urtica dioica* mit verlagertem Inhalt und aus dem Kern herausgeworfenem Nukleolus.

Fig. 4 und 5. Haare von *Lycopersicum esculentum* mit verlagertem Inhalt und Nukleolus.

Fig. 6, 7, 8, 9 und 10. *Torenia asiatica* mit dem außerhalb befindlichen Teil des Embryosacks und dem Eiapparat nach dem Zentrifugieren.

Fig. 11, 12, 13, 14 und 15. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit verlagertem Inhalt und durch die Zentrifugalkraft aus den Kernen herausgeworfenen Nukleoli.

Fig. 16, 17, 18, 19, 20 und 21. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit durch Zentrifugalkraft gekrümmter Kernspindel und schief gebildeter Zellwand.

Fig. 22 und 23. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit ruhenden Kernen nach der Teilung und schiefer Zellwand.

Fig. 24 und 25. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit durch Zentrifugalkraft gedrehter Kernspindel und fast longitudinaler, der Längsachse der Zelle parallellaufender Zellwand.

Fig. 26 und 27. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit einigen Zellen ohne Kern und andern Zellen mit mehr als einem Kern.

Fig. 28 und 29. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit durch die Zellwand wandernden Kernen.

Die Richtung der Zentrifugalkraft wird durch die Pfeile angegeben. Alle Figuren bei 450facher Vergrößerung.

Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen.

Von

Richard Harder.

Die Atmung der Meeresalgen ist bisher nur selten einer Untersuchung unterzogen worden. Genaue Studien fehlen mit Ausnahme einer Arbeit Knieps vollkommen, die Angaben in der Literatur beziehen sich fast stets auf gelegentliche Beobachtungen.

Auch die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen sind noch nicht in allen Punkten gründlich durchgeführt. Besonders die Beziehung zwischen Atmung und Assimilation bedarf noch weiterer Erforschung. Durch den Eintritt der kriegerischen Ereignisse im Sommer 1914 wurde ich an ihrer Durcharbeitung verhindert. Ich hoffe jedoch später noch wieder darauf zurückkommen zu können.

Die Mitteilung meiner bisher gemachten Beobachtungen scheint mir jedoch nicht überflüssig zu sein, da eine Kenntnis der Atmung der in Form und Farbe so mannigfaltigen Meeresalgen an sich schon interessant ist.

Die ältesten Untersuchungen über die Atmung der Meeresalgen wurden von Garreau im Jahre 1851 mit *Chara, Nitella* und *Conferva rivularis* gemacht. Garreau fand im Dunkeln bei 18° C und 18stündiger Versuchsdauer, daß je 100 g *Chara vulgaris* 27,5 ccm CO_2, *Nitella flexilis* 29 ccm CO_2 und *Conferva rivularis* Spuren CO_2 abgaben. Garreau fand damit schon die von allen späteren Autoren stets wieder beobachtete außerordentliche Niedrigkeit des Gasaustausches der Meeresalgen.

Die ersten Atmungsversuche mit Rotalgen *(Rodymenia palmata* und *Lomentaria articulata)* machte mehr als ein Jahrzehnt später Rosanoff. Seine Angaben sind ohne großen Wert.

Genauere quantitative Untersuchungen wurden erst von Bonnier und Mangin ausgeführt. Wie ihre Vorgänger arbeiteten

sie in dampfgesättigter Luft. Sie ließen *Fucus (Pelvetia) canaliculatus* unter einer Glasglocke eine bestimmte Zeitlang atmen und fanden durch Analyse der Luft unter der Glocke vor und nach dem Versuch den Atmungskoeffizienten 0,5. Bei nicht ganz sechsstündiger Versuchsdauer bei 14° bis 15° C wurden pro g Frischgewicht und Minute 0,006 ccm CO_2 und 0,012 ccm O_2 aufgenommen.

Die Anwendung des feuchten Raumes statt des Seewassers für die Atmungsversuche mit Algen ist natürlich nicht das Richtige. Für feinere büschelförmige Arten schon darum, weil die zum Teil recht empfindlichen Algen sich dabei unter zu abnormen Bedingungen befinden. Aber auch die derben, in der Natur im Gezeitenwechsel zeitweise trocken liegenden Formen geben bei Untersuchung ihres Gaswechsels in Luft kein richtiges Bild desselben. Darauf weist Kniep hin. Er nimmt mit Recht an, daß nicht alle von der Pflanze produzierte Kohlensäure in die Luft gelangt, sondern daß ein Teil von dem Imbibitionswasser der Membranen zurückgehalten wird, solange die Alge nicht von Wasser umgeben ist. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ muß danach in der Luft kleiner ausfallen als im Seewasser.

Im dampfgesättigten Raum wurden auch Versuche über die Atmung von Meeralgen von Kolkwitz und Kylin (1) gemacht.

Kolkwitz ließ bei Zimmertemperatur *Furcellaria fastigiata* und *Chondrus crispus* in kohlensäurefreier Luft atmen und bestimmte die CO_2-Abgabe nach der Pettenkoferschen Methode. 25 g Frischgewicht *Chondrus* gaben in 2 Stunden 8—10 mg CO_2 ab, grüne Exemplare, die nach Kolkwitz mehr an der Oberfläche wachsen als die roten und infolge des stärkeren Lichtgenusses mehr Stärke bilden können, obgleich sie schwächer assimilieren als die roten, bildeten einige mg CO_2 mehr: *Zostera marina* atmete etwa doppelt so stark wie *Chondrus*.

Kylin bediente sich zu seinen Versuchen des Thunberg-Wintersteinschen Mikrorespirometers mit den von Widmark an dem ursprünglichen Wintersteinschen Modell vorgenommenen Veränderungen. Kylin erhielt folgende Atmungskoeffizienten: *Fucus vesiculosus* 0,78, *Fucus serratus* 0,74, *Ascophyllum nodosum* 0,80 und *Chondrus crispus* 0,81. Auf weitere Einzelheiten seiner Untersuchungen komme ich weiter unten noch zu sprechen. Die tiefer als 1 liegenden Koeffizienten $\frac{CO_2}{O_2}$ schreibt er den sauer-

stoffarmen Reservesubstanzen der Fucoideen zu — eine Erklärung, die für *Chondrus* nicht anwendbar ist.

Atmungsversuche in Meerwasser wurden bisher nur von Hedvig Lovén und Kniep ausgeführt.

Lovén machte eine nicht unerhebliche Anzahl von Versuchen mit einer größeren Zahl verschiedener Grün-, Rot- und Braunalgen. Sie brachte die Versuchsalgen in ein mit Wasser ganz gefülltes, luftdicht verschlossenes Gefäß, dessen CO_2- und O_2-Gehalt vor Beginn und nach Ende des Versuches bestimmt wurde. Sowohl Kylin wie Kniep weisen auf die Fehler ihrer Methode hin. Dahin ist in erster Linie zu lange Ausdehnung der Versuche zu rechnen, wobei aller Sauerstoff im Wasser völlig verbraucht wurde und intramolekulare Atmung eintrat. Es scheinen sich aber auch noch anderweitige Fehler eingeschlichen zu haben, denn die Ergebnisse sind so stark schwankend, daß wir die Ursachen dafür nicht nur in dieser Richtung suchen können. Der Atmungskoeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ verhielt sich, um ein Beispiel herauszugreifen, für *Ascophyllum nodosum* folgendermaßen: 102,2 g, 6 Stunden, $\frac{CO_2}{O_2}$ 3,07; 223,15 g, $6^2/_3$ Stunden, $\frac{CO_2}{O_2}$ 0,71; 69,5 g, 84 Stunden, $\frac{CO_2}{O_2}$ 22,13; die Versuchswassermenge betrug in allen drei Fällen 18,5 l.

Im Prinzip die gleiche Methodik verwendet Kniep, jedoch wurden die Zeiten gegenüber den Lovénschen verkürzt. Die CO_2-Bestimmung nahm Kniep nach der Methode Tornöes vor, die O_2-Analyse nach Winkler. Gegenüber den bisher immer angewendeten Beziehungen auf das Frischgewicht macht Kniep Trockengewichtsbestimmungen seiner Versuchspflanzen, so daß eine exaktere Beziehung der Atmung zur tatsächlichen Substanz der Alge hergestellt wurde.

Die Atmungsgröße folgender Algen wurde bestimmt: *Ulva Lactuca, Ulva Linza, Laminaria saccharina, Fucus serratus, Porphyra laciniata, Chondrus crispus* (Oberflächen- und Tiefenform), *Furcellaria fastigiata, Polyides rotundus, Plocamium coccineum, Gigartina Teedii.* Die grünen Flächenalgen atmeten am stärksten, unter Umständen zehn Mal so stark als die derben Formen der Braun- und Rotalgen. *Porphyra* und die feinbüscheligen Formen hielten sich etwa in der Mitte zwischen den beiden Extremen.

Atmungskoeffizienten wurden von *Fucus serratus* als 1,001, 0,975, 1,06, 1,012, 0,881, von *Ulva* als 0,946 und von *Gigartina* als 0,946 bestimmt. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ liegt also um 1.

Sehr interessant sind Knieps Versuche über die Wirkung der Dunkelheit und der Temperatur. Mehrere Monate verdunkelte *Fucus Thalli* atmeten noch nach dieser Zeit in allerdings etwas abgeschwächtem Maße. Bei Temperaturerniedrigung fand bei *Fucus* eine starke Verminderung der Atmung statt, die Assimilationsintensität dagegen war bei weitem nicht in demselben Maße herabgesetzt, was in ökologischer Beziehung von Bedeutung ist. Darauf und auf weitere Einzelheiten der Kniepschen Arbeit werde ich später noch eingehen.

Methodik.

Die Untersuchungen über den Gasaustausch der Meeresalgen wurden mit wenigen Ausnahmen im Frühjahr angestellt, zur Zeit, als sich die Algen im intensivsten Wachstum befanden. Alle verwendeten Pflanzen waren nicht ausgewachsen, zum Teil hatten sie erst weniger als die Hälfte ihrer endgültigen Länge erreicht. Wo die Vermutung bestand, daß auch ältere Exemplare mit zu den Versuchen verwendet wurden, ist das im Protokoll vermerkt. Ich benutzte nur frisch gedredgte oder bei Ebbe auf den Helgoländer Klippen frisch gepflückte Algen. Beim Transport wurden Berührung mit Metall, Erwärmung durch Sonne, dichte Lagerung und ähnliche schädliche Faktoren vermieden. Es wurden nur tadellose Exemplare verwendet, die mikroskopisch auf das Vorhandensein von Diatomeen oder anderer Epiphyten beziehungsweise Parasiten untersucht wurden. Ältere Pflanzenteile wurden nicht benutzt, sondern von den jungen Teilen abgetrennt. Das geschah durch Abknipsen mit den Fingernägeln, wodurch die nach Oltmanns sehr schädliche Berührung mit Metall vermieden wurde. Dadurch entstand natürlich ein Wundreiz, der den Gasaustausch beeinflussen konnte. Genaue Untersuchungen zeigten, daß die Wirkung von Verwundungen auf die Atmung der Algen nur von untergeordneter Bedeutung ist. Da außerdem die Wundfläche in fast allen Fällen im Vergleich zur Gesamtmasse der Alge sehr gering war, konnte diese Fehlerquelle vernachlässigt werden. Die Abtrennung der zur Atmung zu verwendenden Teile geschah zudem schon einen Tag

vor dem Versuch, so daß die Reizung mindestens größtenteils ausklingen konnte.

Bei allen Versuchen, bei denen die Temperatur des Versuchswassers höher war als die des Standortswassers, wurden die Algen meistens 1 Tag oder länger vorher ins Institut gebracht, um sie allmählich auf die Versuchstemperatur zu bringen. Diese Vorsichtsmaßregel schien notwendig, weil in anderen Fällen, z. B. von Iraklionow beobachtet worden ist, daß eine plötzliche Temperaturerhöhung eine explosionsartige Verstärkung der Atmung bewirkte.

Die Algen wurden in kühlen, gleichmäßig temperierten, gas- und rauchfreien Räumen in flachen Glasaquarien mit frischem Seewasser in gedämpftem Oberlicht aufbewahrt. Derbe Algen wie *Fucus*, *Ascophyllum* und ähnliche hielt ich in feuchter Luft.

Das Versuchswasser wurde in der offenen See in großer Entfernung von der Insel Helgoland resp. vom Kieler Hafen ohne Berührung mit Metall geschöpft. Sobald es an Land kam, wurde es durch sehr feinporige, gehärtete Papierfilter filtriert, um möglichst alle Planktonorganismen daraus zu entfernen. Dann wurde es in dunklen, 50—100 l fassenden Ballons mehrere Tage bei Luftzutritt im Versuchsraum stehen gelassen, ehe es verwendet wurde.

Alle Atmungsversuche wurden in 500 ccm fassenden weithalsigen Flaschen aus schwarzbraunem, zum Teil außen schwarz lackiertem Glas gemacht. Die Flaschen wurden nach Einbringen des Wassers und der Alge sofort durch eingeschliffene Stöpsel luftdicht verschlossen und dunkel gestellt. Natürlich wurde darauf geachtet, daß keine Luftblasen eingeschlossen wurden. Während des Versuches wurde der Inhalt der Flaschen wiederholt durchgeschüttelt, um lokale Unterschiede in der Gasverteilung im Wasser, die durch die Atmung entstehen müssen, zu vermeiden. Bei einigen sehr kleinen, rasch zu Boden sinkenden Formen wurden aus Glasstäben Stützetagen geschaffen zur besseren Verteilung der Algen.

Außer den Algen atmen natürlich bei der angewandten Methode auch die an den Algen stets vorhandenen Bakterien. Da es aber keine Möglichkeit gibt, sie zu entfernen, müssen wir diesen Fehler als unvermeidlich hinnehmen.

Die Assimilationsversuche wurden in derselben Weise, jedoch in weißen Flaschen oder viereckigen, durch aufgeschliffene Platten dicht verschließbaren Kuvetten gemacht. Als Lichtquelle benutzte ich elektrisches oder Gaslicht.

Bei der Untersuchung der Einwirkung der Temperatur auf die Atmung und Assimilation wurden die Algen in Wasser gebracht, das in großen Gefäßen durch Umgeben mit Kältemischung auf die gewünschte Temperatur vorgekühlt worden war. Während der Versuche wäre eine erhebliche Temperatursteigerung eingetreten, wenn die Assimilations- bezw. Atmungsgefäße an der Luft gestanden hätten. Sie wurden darum in größere Gefäße mit Wasser gestellt, in denen durch Zugabe von Eisstücken oder Kältemischungen die gewünschte Temperatur herrschte. Dieses Wasser und das umgebende Gefäß absorbierten natürlich Licht, darum wurden auch alle Versuche bei höherer Temperatur unter ganz gleichen Außenbedingungen gemacht, nur wurde natürlich kein Eiswasser verwendet.

Die feineren, wattenbildenden Algen wurden zur Assimilation als Bäusche in die Flaschen gesteckt, flächenförmige dagegen auf Glasgitter vorsichtig lose aufgebunden, um eine gleichmäßige Lichtausnutzung durch alle Exemplare zu erreichen. Die Wassermenge, welche die Gefäße füllte, war für jede Flasche genau bestimmt. Sie wurde bei der Berechnung der Analyse berücksichtigt. Nicht berücksichtigt wurde dagegen das Volumen der zum Versuch verwendeten Algen und die mit ihrem Einbringen in die Versuchsflaschen bedingte Verringerung der Wassermenge. Die bei den Versuchen in Rechnung gezogenen Wassermengen sind also in allen Fällen etwas zu groß. Der dadurch entstehende Fehler ist bei der stets relativ geringen Algenmenge jedoch wohl zu vernachlässigen.

Für Atmungsversuche konnte das filtrierte Seewasser direkt verwendet werden, für Assimilationsuntersuchungen war der Sauerstoffgehalt jedoch zu groß. Es traten in dem Wasser schon nach kurzer Assimilationszeit O_2-Blasen auf. Ich brachte das für diese Versuche zu verwendende Wasser deshalb in große Flaschen aus dunklem Glas und hing Büschel von *Fucus* hinein. Infolge Lichtmangels assimilierte *Fucus* darin nicht, veratmete jedoch einen großen Teil des vorhandenen Sauerstoffs und reicherte das Wasser gleichzeitig mit CO_2 an. Vor Benutzung zum Versuch wurde das Wasser filtriert. In anderen Fällen wurde das Wasser durch Auskochen gasfrei gemacht und dann durch Einleiten von Kohlensäure wieder mit genügenden Mengen letzteren Gases versehen.

Der Gaswechsel wurde durch Analyse des Versuchswassers vor und nach dem Versuch gemessen. Nur in wenigen Fällen

machte ich CO_2-Bestimmungen, meistens begnügte ich mich mit der weit einfacheren Methode der O_2-Bestimmung.

Zur Sauerstoffanalyse benutzte ich die Methode von Winkler. Genauere Angaben darüber findet man in Abderhaldens Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden oder in Treadwells Lehrbuch der analytischen Chemie. An dieser Stelle soll nur kurz das Prinzip der Methode in Erinnerung gerufen werden: das zu untersuchende Wasser wird in einer Flasche mit $MnCl_2$, NaOH und KJ versetzt. Dabei entsteht Manganohydroxyd, das allen in Wasser gelösten Sauerstoff an sich reißt und sich in H_2MnO_3 umwandelt. Das Gefäß muß natürlich luftdicht verschlossen sein, weil sonst weitere Oxydation durch Luftsauerstoff stattfindet. Wird nun Salzsäure dazu gebracht, so bildet sich aus der manganigen Säure $MnCl_2$, H_2O und Cl_2. Das freiwerdende Chlor bildet mit dem Jodkalium Chlorkalium und Jod wird frei. Durch Titration des J mit $^n/_{100}$ Natriumthiosulfatlösung (Indikator Stärke) läßt sich die ursprünglich im Wasser vorhanden gewesene Sauerstoffmenge leicht ermitteln.

Zur Kohlensäurebestimmung benutzte ich die von Henze in Abderhaldens Handbuch empfohlene Methode. Das Versuchswasser wird danach unter Luftabschluß ausgekocht bei Anwesenheit von etwas verdünnter Schwefelsäure und einem Stückchen Aluminiumdraht. Durch die kochende Flüssigkeit wird ein CO_2-freier Gasstrom geleitet, der die aus dem Wasser austretende Kohlensäure mit sich reißt und bei Durchleiten durch Pettenkofersche Röhren mit Barytwasser wieder abgibt. Durch Titration mit $^n/_{10}$ HCl (Phenolphthaleïn als Indikator) läßt sich die Gesamtkohlensäure des Wassers bestimmen.

Es bedarf wohl kaum einer Erwähnung, daß bei allen Analysen nur chemisch reine Reagentien verwendet und mit der größten Sorgfalt gearbeitet wurde.

Allgemeine Atmungsergebnisse.

Die genauen Ergebnisse der einzelnen Versuche sind in den Anhangstabellen wiedergegeben.

Eine übersichtliche Anordnung der beobachteten Durchschnittswerte der Atmung ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

Die Durchschnittsatmungsintensität der 43 untersuchten Meeralgen schwankt unter gleichen Außenbedingungen zwischen den

Tabelle 1.
Durchschnittswerte der Atmung der untersuchten Meeresalgen.

Alge	Farbe	Form	Wachstumsort	ccm O_2-Verbrauch pro Gramm Trockengewicht und Minute
Scytosiphon lomentarius	braun	hohle Riemen	flaches Wasser	0,04900
Phyllitis fascia	braun	Fläche	Wassergrenze bis flaches Wasser	0,03813
Pogotrichum filiformis	braun	zarte Büschel	flaches Wasser	0,03467
Desmarestia viridis	braun	derbe Büschel	tieferes Wasser	0,02776
Ulothrix flacca	grün	zarte Büschel	flaches Wasser	0,02685
Rhodomela subfusca	rot	Büschel	flaches Wasser	0,02683
Urospora penicillioides	grün	zarte Büschel	flaches Wasser	0,02671
Ulva Lactuca	grün	Fläche	Wassergrenze bis flaches Wasser	0,02533
Monostroma Grevillei	grün	Fläche	Wassergrenze bis flaches Wasser	0,02475
Chorda Filum	braun	hohle Riemen	flaches Wasser	0,02433
Dumontia filiformis	rot	dünne Riemen	flaches Wasser	0,02334
Enteromorpha compressa	grün	Röhre bis Fläche	Wassergrenze bis flaches Wasser	0,02333
Enteromorpha Linza	grün	Fläche	Wassergrenze bis flaches Wasser	0,02308
Ectocarpus siliculosus	braun	zarte Büschel	flaches Wasser	0,02307
Polysiphonia urceolata	rot	zarte Büschel	flaches Wasser	0,02162
Chordaria flagelliformis	braun	Riemen	flaches Wasser	0,02150
Desmarestia aculeata	braun	Büschel	tieferes Wasser	0,02076
Delesseria sanguinea	rot	Fläche	tieferes Wasser	0,01792
Cladophora arcta	grün	Büschel	flaches Wasser	0,01520
Laminaria phyllitis [1]	braun	Fläche	flaches Wasser	0,01512
Laminaria hyperborea	braun	derbe Fläche	tieferes Wasser	0,01440
Porphyra leucosticta	rot	Fläche	Wassergrenze	0,01434
Cladophora sericea	grün	zarte Büschel	flaches Wasser	0,01425
Laminaria saccharina	braun	derbe Fläche	tieferes Wasser	0,01333
Cladophora species	grün	zarte Büschel	flaches Wasser	0,01235
Punctaria plantaginea	braun	Fläche	flaches Wasser	0,01225
Delesseria sinuosa	rot	Fläche	tieferes Wasser	0,01111
Phyllophora Brodiaei	rot	Fläche	tieferes Wasser	0,01115
Cystoclonium purpurascens	rot	derbe Büschel	tieferes Wasser	0,01082
Chorda tomentosa	braun	Riemen	flaches Wasser	0,01043
Ectocarpus tomentosus	braun	Büschel	flaches Wasser	0,01006
Delesseria alata	rot	Fläche	flaches Wasser	0,008572
Cladophora rupestris	grün	derbe Büschel	Wassergrenze	0,008130
Plocamium coccineum	rot	Büschel	tieferes Wasser	0,007725
Chondrus crispus	rot	derbe Fläche	flaches bis tieferes Wasser	0,006402
Furcellaria fastigiata	rot	Riemen	tieferes Wasser	0,006367
Polyides rotundus	rot	Riemen	tieferes Wasser	0,006042
Fucus serratus	braun	derbe Fläche	Wassergrenze	0,005809
Fucus vesiculosus	braun	derbe Fläche	Wassergrenze	0,005717
Halidrys siliquosa	braun	derbe Riemen	flaches bis tieferes Wasser	0,005545
Laminaria digitata	braun	derbe Fläche	tieferes Wasser	0,003814
Fucus platycarpus (aus der Spritzzone)	braun	derbe Fläche	Wassergrenze	0,003161
Ascophyllum nodosum	braun	derbe Riemen	Wassergrenze	0,002335

[1] Als *Laminaria phyllitis* ist im folgenden immer der Jugendzustand von *Laminaria saccharina* bezeichnet (größte Länge 50 cm).

Werten 0,049 und 0.0023 ccm O_2-Verbrauch durch 1 g Trockensubstanz in 1 Minute. Die stärkste Atmung ist also mehr als zwanzigmal größer, als die schwächste. Hohe Atmungsintensitäten sind jedoch selten. nur bei drei Algen ist der Durchschnittswert höher als 0,03, bei 14 liegt er zwischen 0,03 und 0,02, bei ebenfalls 14 zwischen 0,02 und 0.01 und bei 12 unterhalb 0,01.

Für die Stärke der Atmung von großer Bedeutung ist der Habitus der betreffenden Alge. Derbe, fleischige Formen atmen schwächer als feinere Pflanzen. Die unterste Stufe nehmen daher *Ascophyllum*, *Halidrys*, *Fucus*-Arten und die ebenfalls oberflächenkleinen Rotalgen *Polyides* und *Furcellaria* ein.

Verfolgen wir unsere Tabelle weiter von unten nach oben, so sehen wir Algenformen folgen, bei denen der Habitus allein nicht maßgebend für die Intensität der Atmung sein kann. Als einen anderen Faktor müssen wir wohl die Wachstumsstärke ansehen. Je stärker das Wachstum einer Pflanze ist, desto stärker ist bekanntlich im allgemeinen auch ihre Atmung. Die in unserer Tabelle folgenden Pflanzen sind Algen. deren Wachstumsgeschwindigkeit wohl gering ist. denn sie erreichen alle nur eine Größe von wenigen Dezimetern. Trotz zarten Baues mit großer Oberfläche atmen sie daher nur schwach. Mit geringer Wachstumsgeschwindigkeit können wir die schwache Atmung von *Chondrus* (bei dem auch noch der derbe Bau mitwirkt). *Ectocarpus tomentosus*, *Phyllophora Brodiaei*, *Delesseria alata* und anderen erklären, weshalb aber Algen wie *Chorda tomentosa*, die 20 bis 100 cm lang wird und einen dichten Pelz von feinen Härchen besitzt, schwach atmen, ist nicht einzusehen.

Auch die sehr starke Atmung von *Scytosiphon*, *Phyllitis*, *Pogotrichum* ist nicht für eine allgemeine Regel verwendbar. Ich vermute, daß die eben genannten Algen sich in einem sehr starken Wachstumsstadium befanden und daher relativ stärker atmeten als die meisten anderen Algen. Das dürfte besonders für *Scytosiphon* zutreffen. Die Alge wird bis 60 cm lang, die jungen Exemplare, die ich benutzte, waren jedoch erst 5 bis 10 cm lang, also zweifellos in intensivem Wachstum begriffen. Möglich ist aber auch, daß die starke Atmung eine besondere Eigentümlichkeit der genannten Arten ist.

Wie Tabelle 1 zeigt, gibt der Standort der Meeresalgen keinen sicheren Aufschluß über die Atmungsintensität.

Eine Reihe von Algen sind unter der Standortsbezeichnung „Wassergrenze" angeführt. Ich verstehe darunter alle Standorte, die bei normaler Ebbe trocken liegen. Eine exakte Grenze gegen das Vorkommen im flachen Wasser läßt sich hier nicht ziehen. Denn die Oberfläche liebenden Formen kommen sowohl an Brückenpfählen, Mauern, Steinen wie auch an schwimmenden Gegenständen, wie Pontons, Seetonnen, Hummerkästen vor. Am ersten Standort liegen sie während der Ebbe trocken, am letzten nicht. Immerhin ist die Flora der beiden Standorte doch etwas verschieden: einige Algen wie *Porphyra*, *Fucus*-Arten und andere kommen meist an Orten vor, die zur Ebbezeit trocken liegen, während z. B. *Laminaria phyllitis* häufig die an der Wasseroberfläche schwimmenden Gegenstände bewächst. Als Algen des flachen Wassers bezeichne ich auch noch die Pflanzen, die bei gewöhnlichen Tiden nicht mehr auftauchen, dagegen bei Springtide und ebbeförderndem Wind trocken liegen.

Man könnte erwarten, daß diejenigen Algen, welche die Region der Gezeitengrenze besiedeln, also die halbe Zeit ihres Lebens direkt an der Luft liegen, auch ein starkes Sauerstoffbedürfnis hätten. Infolge der starken mechanischen Inanspruchnahme ihres Thallus ist dieser jedoch meistens sehr derb ausgebildet, die den Gasaustausch vermittelnde Oberfläche ist klein, und wir finden daher gerade einen Teil der am schwächsten atmenden Algen in dieser Zone. Das sind die Pflanzen, welche der Brandung besonders stark ausgesetzt sind (*Fucus* und ähnliche). An anderen Standorten, wo die Brandung weniger heftig ist, wachsen Algen mit nicht so derbem Bau (Ulven und ähnliche), ihre Atmung ist ihrer relativ größeren Oberfläche entsprechend größer, nimmt jedoch durchaus nicht die erste Stelle in bezug auf die Intensität ein. Die nur in tiefem Wasser vorkommende *Delesseria sanguinea* atmet z. B. stärker als die an der Gezeitengrenze lebende *Porphyra*. Ein besonders starkes Sauerstoffbedürfnis ist also bei den Oberflächenformen nicht vorhanden.

Die Beziehung der Algenoberfläche zur Atmung konnte bei den flächenförmigen Algen einer etwas näheren Prüfung unterzogen werden. Bei fast allen anderen Formen war es gänzlich unmöglich, eine genaue Oberflächenbestimmung zu machen. In der folgenden Tabelle 2 sind die Trockengewichte von je 100 qcm einer Anzahl Algen mit flächenförmigem Thallus zusammengestellt. Je geringer das Gewicht der Flächeneinheit ist, desto größer ist

die Oberfläche der Alge im Vergleich zu den inneren Zellmassen. Ich stellte mir die 100 qcm-Flächen auf folgende Weise her: Ein Quadrat von 10 cm Seitenlänge wurde auf Papier gezeichnet und diese Fläche mit der Alge ausgelegt. Verwendet wurden dazu dieselben Teile wie zu den Atmungsversuchen, also z. B. von *Fucus* nur die etwa 5 cm langen jungen Thallusenden, bei *Laminaria* dagegen die wachsenden basalen Teile nahe am Stiel.

Tabelle 2.

Beziehung zwischen Oberfläche und Atmung bei flächenförmigen Algen.

Alge	O_2-Verbrauch durch 1 g Trockengewicht in 1 Minute	Gramm Trockengewicht von 100 qcm Frischfläche	Rang nach dem Flächengewicht	Rang nach der Atmungsintensität
Ulva Lactuca	0,025	0,0890	6	1
Monostroma Grevillei . .	0,024	0,0697	1	2
Enteromorpha compressa	0,023	0,0817	3	3
Enteromorpha Linza . .	0,023	0,1055	7	4
Delesseria sanguinea . .	0,018	0,0849	4	5
Laminaria phyllitis . .	0,015	0,1198 0,2666	9	6
Porphyra leucosticta . .	0,014	0,0690 0,0754	2	7
Laminaria saccharina .	0,013	0,3993 0,4718	11	8
Punctaria	0,012	0,3046	10	9
Delesseria sinuosa . . .	0,011	0,08750	5	10
Phyllophora	0,011	0,1538	8	11
Fucus platycarpus . . (aus der Spülzone)	0,0095	0,7310 0,7434	14	12
Chondrus crispus . . .	0,006	0,4561	12	13
Fucus serratus	0,0058	0,8491 1,0015	15	14
Fucus vesiculosus . . .	0,0057	0,8907	16	15
Laminaria digitata . .	0,0038	0,6688 0,7464	13	16

Die Zusammenstellung in Tabelle 2 zeigt uns, daß die Algen, die eine große Oberfläche haben, auch stark atmen. Bei der Beurteilung dürfen wir uns nicht zu eng an die Zahlenwerte halten,

denn wie wir später noch sehen werden, ist die Atmung der Algen sehr starken Schwankungen unterworfen, so daß auch die O_2-Durchschnittswerte unserer Tabelle noch etwas unsicher sind. Die Atmungsintensität von *Monostroma*, *Enteromorpha*, *Delesseria sanguinea* steht in Einklang mit der Größe der Oberfläche dieser Algen. Im Vergleich zur Oberfläche zu hoch ist die Atmung von *Ulva*. Das Trockengewicht ist hierfür weniger ausschlaggebend, denn die Gewichte der die größte Fläche besitzenden ersten sechs Algen bewegen sich innerhalb sehr enger Grenzen (0,069 bis 0,089), dagegen sollte man erwarten, daß die zweischichtige *Ulva* schwächer atmet als die einschichtige *Monostroma*, während das Umgekehrte der Fall ist.

Auffallend ist auch die schwache Atmung von *Porphyra*. Nach dem Flächengewicht sollte die Alge nach Analogieschlüssen fast doppelt so stark atmen, als sie es wirklich tut. Den Grund dafür müssen wir vielleicht in einem relativ trägen Wachstum der Alge suchen. In später noch zu besprechenden Versuchen ließ ich junge Porphyren neben fast oder ganz ausgewachsenen atmen. Die Atmungsintensität war die gleiche. Da ich für alle Versuche bei allen Algen stets nur junge Pflanzen benutzte und diese fast immer stärker atmen als ältere, so muß für *Porphyra* im Vergleich mit anderen Algen ein verhältnismäßig zu niedriger Atmungswert resultieren. Der Atmungswert von *Delesseria sinuosa* ist ebenfalls niedriger, als aus dem Flächengewicht zu erwarten ist. Es handelt sich hier aber um Ostseepflanzen, während alle anderen Versuchspflanzen aus der Nordsee stammen; ein Vergleich ist deshalb nicht gut möglich. Die übrigen Algen fügen sich dem Schema ein bis auf *Chondrus* und die *Laminaria*-Arten. Bei *Chondrus* ist die Atmungstätigkeit sehr niedrig. Das kommt entschieden daher, daß die ausdauernde, kleine Pflanze nur sehr langsam wächst. Bei den Laminarien fällt der Unterschied in der Intensität der Atmung der verschiedenen Arten sehr auf. Daß die kleinen sehr stark wachsenden *Laminaria phyllitis*-Pflanzen lebhaft atmen, ist nicht verwunderlich, daß sich aber die derbe *Laminaria saccharina* und, wie Tabelle 1 zeigt, *L. hyperborea* anschließen, ist etwas überraschend. Wenn man die riesigen Dimensionen der Laminarien (mehrere Meter) berücksichtigt, so kann man allerdings verstehen, daß in ihrem basalen Teil ein sehr lebhaftes Wachstum und damit verbunden eine starke Atmung stattfindet. Unverständlich bleibt dann aber der sehr niedrige Atmungswert von *L. digitata*, der

trotz größerer Oberfläche hinter der Atmung von *Fucus serratus* und *F. vesiculosus* zurückbleibt.

Ordnen wir die erhaltenen Atmungswerte nach Farbe und Form und berechnen daraus die Durchschnittswerte, so kommen wir zu den Zahlen der Tabelle 3. Die Zahlen drücken die Kubikzentimeter O_2 aus, die von 1 g Trockengewicht in 1 Minute eingeatmet wurden.

Den höchsten Durchschnittswert der Atmung erreichen nach Tabelle 3 die riemenförmigen Braunalgen. Ausschlaggebend dafür ist die hohe Atmung von *Scytosiphon*. Da die Zahl der hierher gehörigen Algen sehr beschränkt ist, ist der gefundene Wert ohne große Bedeutung.

Anders ist es mit dem niedrigsten Durchschnittswert, den die derbthallösen Formen aufweisen. Er ist völlig sicherstehend. Rot- und Braunalgen ergeben ungefähr die gleiche Zahl.

Vergleichen wir die Büschel- und die Flächenform, so sehen wir, daß die büschelförmigen Algen infolge der gegenüber der Flächenform günstigeren Oberflächengestaltung insgesamt etwas stärker atmen als diese. Dieses Verhältnis besteht auch bei zwei der Untergruppen, den Braun- und den Rotalgen. Bei den Grünalgen atmen hingegen die flächenförmigen Algen stärker als die büscheligen.

Unter den drei großen Algengruppen haben die Grünalgen den höchsten Durchschnittswert. Das kommt daher, daß derbthallöse Formen nur bei den Rot- und Braunalgen vorkommen. Lassen wir die derben Formen beiseite, so erhalten wir als Durchschnittswert der Atmung für die Grünalgen 0,021, für Rotalgen 0,015, für Braunalgen den höchsten Wert 0,022. Grün- und Braunalgen haben also im Frühling ungefähr die gleiche Atmungsstärke, die Rotalgen atmen dagegen etwas schwächer.

Auf die Einzelheiten dieses Ergebnisses darf man nun aber nicht allzuviel Gewicht legen. Die Unterschiede sind gering und bei Wiederholung der Atmungsversuche zu anderen Jahreszeiten würden sich vielleicht andere Resultate ergeben.

Wir wollen uns nun einer etwas genaueren Betrachtung der Einzelwerte zuwenden. Das Verhalten der flächenförmigen Algen haben wir schon besprochen bis auf *Delesseria alata*, die in Tabelle 2 fehlt, weil ich keine Flächengewichtsbestimmung von der Alge gemacht habe. Die Alge atmet sehr schwach. Der Grund dafür ist wohl sehr langsames Wachstum zur Zeit der Beobachtung.

Tabelle 3.

Farbe	Flächen		Büschel		Riemen		Derbe Formen	
Braun	*Phyllitis*	0,038	*Pogotrichum*	0,035	*Scytosiphon*	0,049	*Halidrys*	0,011
	Laminaria phyllitis	0,015	*Desmarestia viridis*	0,028	*Chorda filum*	0,024	*Fucus serratus*	0,0058
	„ *hyperborea*	0,014	„ *aculeata*	0,020	„ *tomentosa*	0,010	„ *vesiculosus*	0,0057
	„ *saccharina*	0,013	*Ectocarpus siliculosus*	0,023			„ *platycarpus*	0,0031
	Punctaria	0,012	„ *tomentosus*	0,010			*Ascophyllum*	0,0023
	Laminaria digitata	0,004						
	Durchschnitt	**0,016**	Durchschnitt	**0,023**	Durchschnitt	**0,028**	Durchschnitt	**0,0054**
	Durchschnitt aller Braunalgen **0,018**							
Rot	*Delesseria sanguinea*	0,018	*Rhodomela subfusca*	0,027			*Chondrus crispus*	0,0064
	Porphyra	0,014	*Dumontia filiformis*	0,022			*Furcellaria fastigiata*	0,0064
	Delesseria sinuosa	0,011	*Polysiphonia urceolata*	0,021			*Polyides rotundus*	0,0060
	Phyllophora Brodiaei	0,011	*Plocamium coccineum*	0,0077				
	Delesseria alata	0,0086						
	Durchschnitt	**0,012**	Durchschnitt	**0,019**			Durchschnitt	**0,0062**
	Durchschnitt aller Rotalgen **0,012**							
Grün	*Ulva Lactuca*	0,025	*Ulothrix flacca*	0,027				
	Monostroma Greviilei	0,025	*Urospora penicillioides*	0,027				
	Enteromorpha compressa	0,023	*Cladophora arcta*	0,015				
	„ *Linza*	0,023	„ *sericea*	0,014				
			„ *species*	0,012				
			„ *rupestris*	0,0081				
	Durchschnitt	**0,024**	Durchschnitt	**0,017**				
	Durchschnitt aller Grünalgen **0,020**							
	Durchschnitt aller flächenförmigen Algen **0,017**		Durchschnitt aller büschelförmigen Algen **0,020**		Durchschnitt aller riemenförmigen Algen **0,028**		Durchschnitt aller derbthalligen Algen **0,0058**	
	Durchschnitt aller Algen **0,018**							

Während an fast allen anderen Algen deutlich die jungen diesjährigen Teile an ihrer helleren Färbung zu erkennen waren, konnte man bei *Delesseria alata* nichts dergleichen sehen. Ich vermute deshalb, daß das Wachstum der Alge sehr langsam ist oder daß ihre Hauptwachstumszeit in eine andere Jahreszeit fällt. Nach Hauck wird die Pflanze nur 5—15 cm hoch, ein Zeichen, daß ihr Wachstum überhaupt schwach ist. Auch darin wird ein Grund für die schwache Atmung liegen.

Bei den büschelförmigen Algen bewegt sich die Atmung der meisten Algen um den Durchschnitt. Abnorm ist die sehr hohe Atmung von *Pogotrichum*. Die Cladophoren atmen alle relativ wenig, am schwächsten *Cladophora rupestris*. Meine Exemplare waren sämtlich in Zoosporenbildung begriffen, worin wohl der Grund für die sehr geringe Atmung der *Cladophora rupestris* zu erblicken ist. Sehr schwach ist auch die Atmung von *Plocamium*. Dasselbe beobachtete auch Kniep, der die Pflanze im Oktober untersuchte. Wir haben es also offenbar mit einer spezifischen Eigentümlichkeit der Art zu tun. Natürlich ist auch bei allen anderen Algen mit niedriger Atmung, für die eine Erklärung versucht wurde, die Möglichkeit des Vorhandenseins solcher spezifischer Eigenschaften vorhanden.

Unter den Algen mit derbem Thallus ist die Verschiedenheit des Verhaltens von *Fucus serratus* und *F. vesiculosus* einerseits und *F. platycarpus* andererseits interessant. *F. platycarpus* wächst auf Helgoland in der höchsten Spritzwasserzone in sehr kümmerlichen Exemplaren. Seine Atmung steht hinter der der weiter unten unter günstigeren Bedingungen wachsenden anderen Vertreter der Gattung zurück. Auf Standortsmodifikationen derselben Alge komme ich unten noch zurück.

Um unsere Ergebnisse mit denen früherer Autoren zu vergleichen, brauchen wir nur die Arbeiten Kylins und Knieps heranziehen. Die Hauptresultate der älteren Arbeiten wurden schon eingangs zitiert.

Kylin befaßt sich hauptsächlich mit der Feststellung des Atmungskoeffizienten, macht aber auch quantitative Angaben über den O_2-Verbrauch. Aus seinen Tabellen 4 und 5 läßt sich berechnen, daß 1 g Frischgewicht *Fucus vesiculosus* bei 17,5° bis 20° C 0,0042 ccm O_2 veratmete. 1 g *F. serratus* in gleicher Zeit bei 17° bis 19° C 0,0023 ccm. Die Atmungsintensität von *F. vesiculosus* war also fast doppelt so groß als die von *F. serratus*.

Kylin führt diesen Unterschied auf (übrigens nicht zahlenmäßig nachgewiesene) Unterschiede im Verhältnis der Thallusoberfläche zum Thallusgewicht zurück. Bei den von mir benutzten Algen war ein solcher Unterschied bei den beiden Arten nicht vorhanden. Das Trockengewicht von 100 qcm der beiden Algen betrug 0,9253 beziehungsweise 0,8907 g, die Atmungsintensität, bezogen auf 1 g Trockengewicht und 1 Minute 0,0058 und 0,0057 ccm O_2, oder bezogen auf Frischgewicht 0,00076 und 0,00057 ccm O_2 bei einer Temperatur von etwa 11° C. Kylins Algen atmeten an der Luft bei nicht ganz doppelt so hoher Temperatur rund fünf Mal so stark als meine Pflanzen.

Ascophyllum nodosum nahm nach Kylin (berechnet aus seiner Tabelle 7) bei 19° bis 20° C pro g Frischgewicht und Minute 0,0015 ccm O_2 auf, in meinen Versuchen bei 11° bis 12° C 0,00034 g. Also auch hier eine Differenz um etwa das Viereinhalbfache.

Chondrus crispus (Kylins Tabelle 8) veratmete 0,0023 g bei 22° bis 24° C, ich fand 0,00098 g bei 10° bis 11° C. also nur die Hälfte von Kylins Wert.

Diese Differenzen haben wohl mehrere Gründe. Die Temperatur bei Kylin war doppelt so hoch als bei meinen Versuchen, wodurch natürlich eine wesentliche Atmungserhöhung eintreten mußte. Außerdem arbeitete Kylin im CO_2-freien Luftraum, während meine Versuche im normalen Meerwasser angestellt wurden. Die verschiedenen Atmungswerte mögen auch dadurch beeinflußt sein.

Ziehen wir nun Knieps Resultate zum Vergleich heran, so sehen wir, daß auch dort eine erhebliche Differenz in den Atmungswerten besteht, aber nach der entgegengesetzten Seite wie beim Vergleich mit Kylins Ergebnissen. In Tabelle 4 (S. 270) habe ich die aus Knieps Tabelle über die Atmung (S. 20 des Separates) berechneten Größen neben meine Werte der betreffenden Alge gestellt und in der letzten Abteilung angegeben, wieviel Mal größer die von mir gefundene Atmungsgröße ist, als die Knieps.

Eine Erklärung für die Tatsache, daß meine Werte größtenteils zweieinhalb Mal größer sind als die Knieps, ist nicht sicher zu geben. Höchst wahrscheinlich ist der Wachstumszustand der Algen dafür verantwortlich. Knieps sämtliche zitierte Versuche mit Ausnahme desjenigen von *Ulva Lactuca* wurden in der Zeit von Ende September bis Anfang Oktober gemacht, die Hauptwachstumsperiode der Algen fällt aber in den Frühling, in die Zeit, zu der meine Versuche angestellt wurden, während im Herbst die

Algen meistens fruktifiziert haben. (Vergleiche hierzu die Abschnitte über den Einfluß der Fruktifikation und der Jahreszeit.)

Tabelle 4.

Vergleich der von Kniep und vom Verfasser gefundenen Atmungsgrößen.

Alge	Atmungswerte Knieps	Temp.	Atmungswerte d. Verfassers	Temp.	Werte d. Verfassers × > als die Knieps
Ulva Lactuca . . .	0,0091	11,5—11,9	0,025	Etwa 10° bis 13° C	2,7
Enteromorpha Linza .	0,0113	12,0—16,9	0,023		2,1
Laminaria saccharina .	0,00126	12,0—16,9	0,013		10,3
Fucus serratus . . .	0,00315	17,3—16,1	0,0058		1,9
Porphyra laciniata . .	0,00506	12,0—17,3	—		—
Porphyra leucosticta .	—	—	0,014		2,8
Chondrus crispus . .	0,00311	14,1—14,3	0,0064		2,1
Furcellaria fastigiata .	0,00117	13,6	0,0063		5,7
Polyides rotundus . .	0,00081	13,6	0,0060		7,4
Plocamium coccineum .	0,00357	13,6	0,0077		2,2

Dieser Erklärung widerspricht nur das Verhalten von *Ulva Lactuca*; da Kniep seine Versuche mit dieser Alge jedoch in Straßburg mit Material machte, das von Neapel gesandt worden war, ist eine Verminderung der Atmungstätigkeit der Pflanzen nach dem Transport denkbar. Außerdem ist der von mir gefundene Wert von *Ulva* vielleicht höher als man erwarten sollte, worauf ich schon oben hingewiesen habe.

Ob die enorm viel höhere Atmung der derben Algen in meinen Versuchen auch auf jahreszeitlichen Schwankungen beruht, ist allerdings recht zweifelhaft.

Den von Kniep gefundenen Unterschied in der Atmungsgröße von *Polyides* und *Furcellaria* habe ich nicht beobachtet.

Spezielle Beobachtungen.

Bei den allgemeinen Atmungsversuchen konnte ich einige Beobachtungen über Faktoren machen, welche die Stärke der Atmung beeinflussen.

An erster Stelle ist die Wirkung der Temperatur zu berücksichtigen. Wie bei allen Pflanzen wird die Atmung der Meeresalgen durch Temperaturerniedrigung herabgesetzt. Bei den Meeresalgen ist dieses insofern von sehr großer Bedeutung, als nach Kniep die Assimilation nicht im selben Maße durch Temperatursenkung vermindert wird. Tabelle 5 enthält eine Bestätigung von Knieps Beobachtung über die Einwirkung der Temperatur auf die Atmung der Algen. Es wurden Vergleichsversuche bei hoher und niedriger Temperatur mit dem gleichen Exemplar gemacht.

Sehr stark wird die Atmung bei zwei nicht näher bestimmten *Cladophora*-Arten des Süßwassers durch die Temperatur beeinflußt. Die Atmungserniedrigung bei einem Temperaturfall von 20° C, wobei der Nullpunkt nicht erreicht wird, beträgt ungefähr $^{3}/_{4}$ der Anfangsintensität. Bei *Fucus* wurde sie um mehr als die Hälfte vermindert bei einer Temperaturherabsetzung von + 17° C auf einige Grade unter 0° C. Da *Fucus* eine Meerespflanze ist und der Gefrierpunkt des Seewassers tiefer liegt als der des Süßwassers, so liegt diese Temperatur noch über dem Gefrierpunkt des die Alge umgebenden und ihre Membranen imbibierenden Wassers.

Tabelle 5.

Wirkung der Temperatur auf die Atmung der Algen.

Protokoll Nr.	Alge	Temperatur °C	Atmung ccm O_2 in 1 Minute durch 1 g Frischgewicht
600	*Fucus serratus* . .	+ 15,25 — + 16,6	0,0006227
601	desgl. . .	+ 6 — + 2,5	0,0005127
602	desgl. . .	+ 16,5 — + 16,5	0,0006030
605	desgl. . .	+ 16,5 — + 17	0,0005479
606	desgl. . .	— 1 — — 3	0,0002311
607	desgl. . .	+ 16,5 — + 16,5	0,0005860
569	*Cladophora X*, Species aus Süßwasser . .	+ 22,5 — + 23	0,006777
570	desgl. . .	+ 2 — + 4	0,001683
574	*Cladophora Y*, Species aus Süßwasser . .	+ 2,5 — + 4	0,005574
575	desgl. . .	+ 20,5 — + 20,5	0,01848
580	desgl. . .	+ 20,25 — + 20,5	0,005110
583	desgl. . .	+ 2 — + 2	0,001685

Wurde eine *Fucus*-Pflanze, die soeben bei niedriger Temperatur geatmet hatte, sofort in hohe Temperatur gebracht, so war ihre Atmung wieder normal. Das zeigen die Versuche 600 bis 607 in Tabelle 5. Iraklinow machte Angaben über eine explosionsartige Erhöhung der Atmung von Landpflanzen bei plötzlicher Temperatursteigerung. Bei *Fucus* ist eine solche Reizwirkung nicht vorhanden.

Sehr starker Wundreiz wirkte als Shock, schwache Verwundung blieb ohne Einfluß auf die Atmung der Algen. Junge Pflanzen und vegetative Enden älterer Pflanzen von *Fucus serratus* zerhackte ich mit einem gut vernickelten sauberen Messer zu kleinen Würfeln von einigen mm Durchmesser. Die Atmung wurde dadurch um $^1/_5$ beziehungsweise $^1/_4$ herabgesetzt. Weitere Versuche machte ich mit *Laminaria*-Stielen. Von den Stielen wurden die obersten Zellschichten so dünn wie möglich abgeschält, um die Oberfläche möglichst wenig im Verhältnis zu den Innenzellen zu vermindern. Die Atmung sank dadurch um $^1/_6$. (Tabelle 6.)

Tabelle 6.

Wirkung des Wundreizes auf die Atmung.

Protokoll Nr.	Alge	Art der Verwundung	O_2 veratmet von 1 g Frischgewicht in 1 Minute
63	Junge Pflanzen von *Fucus serratus*	unverletzt	0,001273
64	desgl.	„	0,001222
65	desgl.	zerhackt zu Stücken von 1—3 mm Durchmesser	0,001007
66	desgl.	desgl.	0,0009407
588	Vegetative Enden von *Fucus serratus*	unverletzt	0,0005703
589	desgl.	„	0,0005736
592	desgl.	zerhackt wie Vers. 65/66	0,0004154
593	desgl.	desgl.	0,0004562
86	Stiele von *Laminaria*	unverletzt	0,00002932
87	desgl.	„	0,00002683
88	desgl.	geviertelt	0,00004051
89	desgl.	„	0,00004181
90	desgl.	geschält	0,00002479
91	desgl.	„	0,00002172

An demselben Versuchsobjekt suchte ich Aufschluß über die Atmung der inneren Teile der Algen zu erlangen. Wir haben gesehen, daß die derben, dickfleischigen Algen bedeutend schwächer atmen als die feinen oberflächegroßen Formen. Diese Tatsache wurde auch schon in beschränkterem Umfang von Kniep gefunden. Kniep diskutiert die dafür möglichen Gründe. Einmal kann mangelnde Diffusionsfähigkeit für die Atmungsgase eine Verlangsamung des Gasaustausches zwischen den inneren Zellen und dem umgebenden Wasser, eine schwächere Atmung der derben Algen gegenüber den feinen bedingen. Andererseits kann aber auch ein Unterschied in der physiologischen Funktion der äußeren und inneren Zellen bestehen. Es könnten die inneren Zellen aus Mangel an Atmungsmaterial, beschränkter Enzymtätigkeit oder ähnlichen Gründen trotz genügender Zufuhr und Abfuhr von Gasen schwächer atmen als die oberflächlichen.

Um die Frage zu lösen, zerlegte ich die zylindrischen *Laminaria*-Stiele durch zwei senkrecht aufeinander stehende Längsschnitte in vier gleiche Teile. Die Oberfläche der unverletzten Stiele ist gleich der Oberfläche des Zylinders $2\pi r (r + h)$. Durch die Schnitte wird die Oberfläche vermehrt um 4 Rechtecke von der Fläche $r\,h$. Der Durchmesser der verwendeten *Laminaria*-Stielstücke betrug 1 cm, ihre Länge 7 cm. Setzen wir diese Zahlen in die Formeln ein, so erhalten wir als Oberfläche des unverletzten Stieles $7{,}5\,\pi$ oder 23,57 qcm. Die 4 Rechtecke haben eine Fläche von 14,0 qcm. Nach Versuch 86/87 (Tabelle 6) ist der mittlere Atmungswert für diese Fläche 0,00002808 ccm. Durch Schälen der Stiele, also durch eine Verletzung, welche der gesamten Oberfläche entspricht, wird nach Versuch 90/91 die Atmung auf 0,00002325 ccm herabgesetzt, also um $^1/_6$ vermindert. Da die Fläche 23,57 qcm 0,00002808 ccm O_2 aufnimmt, muß die Fläche der 4 Rechtecke von 14,0 qcm $\frac{0{,}00002808 \cdot 14}{23{,}57}$ ccm O_2 einatmen. Von diesen 0,0001668 ccm müssen wir aber einen Verlust von $^1/_6$ für den Wundreiz in Anrechnung bringen, so daß der theoretisch veratmete Sauerstoffwert 0,00001390 beträgt. Addieren wir diesen Wert zu dem von der Zylinderoberfläche aufgenommenen, so erhalten wir eine Sauerstoffaufnahme von 0,00004198 cm durch 1 g Frischgewicht in 1 Minute bei dem geviertelten Stiel. Dieser Wert kann nur dann tatsächlich auftreten, wenn die Atmung der inneren und äußeren Teile völlig gleich ist. Aus Versuch 88/89 lesen wir den experimentell ge-

fundenen Mittelwert 0,00004116 ab, der außerordentlich gut dem geforderten Wert entspricht.

Wir dürfen aus diesem Versuch den Schluß ziehen, daß die Atmung der inneren Teile der dicklaubigen Algen ebenso lebhaft ist wie die der äußeren Zellen. Die schwächere Atmung dieser Algen gegenüber den dünnlaubigen kommt nur durch die mangelhafte Diffusion der Gase im dicken Thallus zustande, wodurch eine hinreichende Sauerstoffversorgung der zentralen Teile verhindert wird.

Die Atmungstätigkeit der Algen ist, wie zu erwarten, vom Alter der Pflanzen und dem damit verbundenen Wachstumszustand abhängig.

Tabelle 7.

Einfluß verschiedener Algenteile und verschiedenen Alters auf die Atmung.

Alge	Protokoll Nr.	Verwendete Teile	Atmung	Protokoll Nr.	Verwendete Teile	Atmung
Fucus serratus	63	junge Pflanzen von wenig cm Länge	0,010	118	vegetative Enden großer Pflanzen	0,0068
Ascophyllum	156	wachsende Spitzenteile großer Pflanzen	0,0023	157	Teile aus den mittleren Partien der Pflanzen	0,0016
Desmarestia aculeata	281	dicht behaarte Sommerpflanze	0,022	122	Winterpflanze	0,0035
Laminaria hyperborea	81	diesjähriges Laub	0,016	83	vorjähriges Laub	0,0088
desgl.	84	diesjähriger Stiel	0,0011	87	vorjähriger Stiel	0,00029
Fucus vesiculosus	215	Laub	0,0069	152	Stiel	0,0014
Polyides rotundus	126	wachsende Spitzen des Thallus	0,0071	143	ganze Pflanzen	0,0050
Chondrus crispus	55	junge Pflanzen von 1—2 cm Länge	0,0034	56	ältere verzweigte Pflanzen	0,0055
Porphyra leucosticta	172	20 junge Pflanzen	0,012	173	1 große Pflanze vom gleichen Gewicht wie die 20 Pflanzen	0,014

Bei fast allen Pflanzen ist die Atmung der jüngeren Teile wesentlich stärker als die der älteren (Tabelle 7). Das trifft nicht nur für die Laubteile zu, sondern ist ebenso auch bei jungen und

alten Stielen von *Laminaria*. Der junge Stiel, der allerdings auch dünner ist als der alte und somit eine größere Oberfläche besitzt, atmet vier Mal stärker als der alte. Ein so großer Unterschied in der Atmung verschieden alter Teile ist bei den anderen Algen nicht vorhanden mit Ausnahme von *Desmarestia*. Die Winterform der Pflanze ist völlig nackt und derb, die Sommerform ist dagegen mit einem dichten Überzug feinster Härchen versehen, wodurch eine Atmungserhöhung um mehr als das Sechsfache entsteht.

Bei *Porphyra* ist kein wesentlicher Unterschied in der Atmung junger und älterer Pflanzen vorhanden und bei *Chondrus* atmen sogar die älteren Pflanzen stärker als die jungen. Die älteren Pflanzen sind flächenförmig und verzweigt, die jungen dagegen pfriemförmig und besitzen eine sehr viel kleinere Oberfläche als die alten, atmen daher schwächer.

Der Einfluß der Oberfläche zeigt sich auch deutlich bei einem Vergleich der Atmung der *Laminaria*- und *Fucus*-Blätter und -Stiele. Die Atmung des Laubes ist bis 30 mal stärker als die des Stieles.

Fruktifikation wirkt ebenfalls vermindernd auf die Atmung.

Tabelle 8.

Wirkung der Fruktifikation auf die Atmung.

Alge	Protokoll Nr.	nicht fruktifizierend	Protokoll Nr.	fruktifizierend
Polysiphonia urceolata .	275	0,0017	246	0,00074
Chondrus crispus . . .	56	0,0010	93	0,00060
Fucus serratus	588	0,00057	591	0,00034

Bei *Fucus* wird nicht nur die durch die Fruktifikation eintretende Wachstumsverzögerung die Herabsetzung der Atmung verursachen sondern auch die gleichzeitig damit verbundene Verkleinerung der Oberfläche im Verhältnis zum Gewicht der Alge. 100 qcm Konzeptakeln wiegen nämlich frisch 12,5 g, die gleiche Fläche Thallusenden 7,7 g.

Ein Unterschied der Atmung in verschiedener Jahreszeit zeigt sich selbstverständlich zwischen Sommer und Winter. Bei *Fucus serratus*, der einzigen darauf geprüften Alge, ist er auch schon zwischen Frühling und Sommer zu erkennen, und zwar ist infolge stärkeren Wachstums die Atmung im Frühjahr bedeutend

höher als im Sommer. Der Mittelwert von 5 im April angestellten Atmungsversuchen war 0,00072, Ende Juli war das Mittel von 6 Versuchen trotz höherer Temperatur 0,00058. Die niedrigste Atmungsgröße im Frühjahr war 0,00070, die höchste im Sommer 0,00062. Eine weitere Abnahme gegen den Herbst ist zu erwarten, so daß dann die von Kniep beobachteten relativ niedrigen Atmungsgrößen auftreten.

Von weiterer Bedeutung sind Standortsmodifikationen der Algen. Bei *Fucus platycarpus* wurden Atmungsversuche angestellt mit Pflanzen, die in der höchsten Spritzzone an den Felsen Helgolands wuchsen und mit seltenen Exemplaren aus der *Fucus serratus*-Zone, die nur bei sehr niedrigem Wasser trocken lagen. Ihr Thallus war sehr breit und fleischig, während die Exemplare der höchsten Spritzzone schmallaubig, lederig, eingeschrumpft und kümmerlich waren.

Tabelle 9.

Atmung von Standortmodifikationen von *Fucus platycarpus*.

Pflanzen aus der Spritzzone (Vers. 155, 34)	0,003190 0.003146	Pflanzen aus der Spülzone (Vers. 217, 218)	0,009016 0,01026

Die Atmung der breitlaubigen Form war, wie Tabelle 9 zeigt, drei Mal so stark wie die der schmalblättrigen.

Bei allen Algen kommen sehr große individuelle Schwankungen vor. Das zeigt eine Durchsicht der Gesamtprotokolle ohne weiteres (vgl. z. B. das Protokoll von *Dumontia filiformis*). Auch aus Knieps Untersuchungen gehen sie bereits hervor. In manchen Fällen werden sie allerdings durch ungünstige Wirkung von Außenfaktoren veranlaßt sein. Bei verschiedenen zarten Algen war trotz sorgfältigster Behandlung die Atmung am zweiten Tage des Aufenthaltes im Laboratorium schon sehr stark vermindert, obgleich die Pflanzen äußerlich noch vollkommen gesund aussahen.

Ein Teil dieser Schwankungen dürfte bis zu gewissem Grade auch von anderen Außenfaktoren abhängen. Die Untersuchungen hierüber sind noch nicht abgeschlossen, Beobachtungen an *Enteromorpha compressa* deuten jedoch darauf hin, daß die Assimilation der Algen vor dem Versuch für den Ausfall der Atmung von Bedeutung ist. In Tabelle 10 sind die Atmungswerte zusammengestellt, die an Algen gemessen wurden, von denen ein

Teil in der eingangs geschilderten Weise bei gedämpftem Oberlicht im Lichtschacht des helgoländer Aquariums einen Tag aufbewahrt war, während der andere Teil im April am Fenster im direkten Sonnenlicht gestanden hatte. Diese Algen waren dicht mit O_2-Blasen bedeckt, die natürlich vor Versuchsbeginn sorgfältig entfernt wurden. Die Algen, die stark assimiliert hatten, absorbierten, wie Tabelle 10 zeigt, eine weit größere Sauerstoffmenge in der Zeiteinheit, als die Exemplare, deren Lichtgenuß schwächer gewesen war.

Tabelle 10.

Atmung von *Enteromorpha* nach verschieden starker Assimilation.

Versuch-Nr.	Beleuchtung vor dem Versuch	cm O_2-Absorption pro g Frischgewicht in der Minute
167	gedämpft	0,001270
179	„	0,001402
290	„	0,001213
291	„	0,001341
101	Sonne	0,002342
102	„	0,002949
103	„	0,002406
104	„	0,002403

Vergleichen wir die Atmungsgrößen der Meeresalgen mit denen von Süßwasser- oder Landpflanzen, so sehen wir, daß bei letzteren die Atmung wesentlich höher ist. Diese Beziehung ist von fast allen früheren Autoren behandelt, ich gehe deshalb nicht näher darauf ein. Einige Vergleichszahlen mit der Atmung von Süßwasseralgen möchte ich aber mitteilen. Die bereits oben erwähnten beiden nicht näher bestimmten *Cladophora*-Arten des Süßwassers atmeten durchschnittlich in 1 Minute und bezogen auf 1 g Frischsubstanz bei etwas über 20° C 0,010 ccm O_2 ein. Demgegenüber erscheint der Atmungswert der untersuchten marinen Cladophoren (ohne *Cladophora rupestris*) mit durchschnittlich 0,0012 ccm O_2 sehr niedrig. Die Temperatur bei den Versuchen mit den Meeresalgen war allerdings nur etwa 11° C, das ist aber ohne große Bedeutung, denn selbst bei + 3° C ist der Durchschnittswert der Atmung der Süßwasser-*Cladophora* immer noch wesentlich höher, nämlich 0,0029.

Der Atmungskoeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$.

Das Hauptziel der vorliegenden Untersuchungen war ein Vergleich der Atmungsintensität verschiedener Meeresalgen miteinander, das Verhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff wurde daher nur gelegentlich bestimmt.

Drei bis vier Tage im Laboratorium aufbewahrte Thallusenden von *Fucus vesiculosus* (gesammelt in der Kieler Bucht) ließ ich in zwei Versuchen 8 Stunden lang im Dunkeln atmen. Es kamen 40 bis 50 g Frischgewicht in 1 l Wasser zur Verwendung. Die Kohlensäurebestimmung wurde nach der in der Einleitung geschilderten Methode vorgenommen. Vor dem Versuch wurden zur Titration von 25 ccm Barytwasser, die den vierten Teil der Gesamtkohlensäure enthielten, 40,8 ccm $^n/_{20}$ HCl verbraucht. Nach der Atmung waren dazu 39,9 bezw. 39,7 ccm nötig. Die Kohlensäurezunahme betrug also 1,992 bezw. 2,491 ccm $^n/_{20}$ HCl. 1 ccm $^n/_{20}$ HCl entspricht 0,5597 ccm CO_2. Die verwendete Salzsäure war jedoch nicht genau $^1/_{20}$ normal, sondern hatte auf Grund von Einstellung auf NH_4OH den Titer $\frac{96,5}{95,4}$. Setzt man diesen Wert ein, so erhält man für unsere beiden Versuche eine Gesamtkohlensäureausscheidung von 1,992 bezw. 2,491 ccm.

Die Sauerstoffanalyse wurde nach Winkler gemacht. Der Titer des dabei verwendeten Thiosulfats betrug für Versuch 1 102,75 ccm $Na_2S_2O_3$ auf 10 ccm $^n/_{10}$ $K_2Cr_2O_7$, für den zweiten Versuch 104 ccm $^n/_{100}$ $Na_2S_2O_3$. Vor dem Versuch war in dem Wasser eine Sauerstoffmenge enthalten, die 10,5 ccm unseres Thiosulfats verbrauchte, nach dem Atmungsversuch 6,8 bezw. 5,5 ccm. Unter Berücksichtigung des Titers ergibt das einen Sauerstoffverbrauch von 2,010 bezw. 2,684 ccm. Der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ beträgt also im ersten Versuch $\frac{1,992}{2,010} = 0,991$, im zweiten $\frac{2,491}{2,684} = 0,928$.

Auf analoge Weise wurde (Versuch 319) der Atmungskoeffizient für *Polysiphonia elongata* (Kiel) festgestellt. Das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ war $\frac{2,113}{2,116} = 0,998$.

Der Koeffizient liegt also sowohl bei der Braun- wie bei der Rotalge sehr nahe an 1. Damit können wir die von Kniep gefundenen Werte bestätigen.

Am interessantesten ist die Kenntnis des Atmungskoeffizienten der Braunalgen, weil wir über die Reservesubstanzen dieser Algen noch nicht genau orientiert sind. Nach den Untersuchungen Kylins (2) sind die Reservesubstanzen verschiedener Phaeophyceen verschieden.

Laminaria saccharina und *digitata*, *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum* enthalten einfache Zuckerarten, Dextrose und Lävulose, die das erste Assimilationsprodukt dieser Phaeophyceen darstellen. Außerdem kommt ein „dextrinähnliches Polysaccharid" vor, das den Algen als Reservestoff (entsprechend der Stärke) dienen soll. Bei *Laminaria* ist es in reichlicher Menge vorhanden, bei *Aseophyllum* und *Fucus* weniger, weil letztere nicht unbedeutende Massen Fett enthalten.

Nach dem Ausfall des Koeffizienten müssen wir schließen, daß zunächst nicht die Fette, sondern nur die Kohlehydrate veratmet werden. Diese werden vielleicht erst angegriffen, wenn alle Kohlehydrate verbraucht sind. Bei Verhinderung der Assimilation, deren erstes Produkt ja Zuckerarten sein sollen, würde zu erwarten sein, daß sich der Koeffizient nach längerer Verdunkelungszeit ändert. Daß das innerhalb der von mir angewendeten Versuchszeit von 8 Stunden noch nicht geschah, ist bei dem trägen Stoffwechsel der in Betracht kommenden Alge nicht verwunderlich.

Der Koeffizient $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$.

Für die Ökologie der Meeresalgen erfahren wir aus den mitgeteilten Atmungswerten nichts Wichtiges, obgleich es nicht ausgeschlossen schien, daß Unterschiede in der Atmungsintensität eine entsprechende Anordnung der Algen zur Luft bedingten. Dafür ist von großer Bedeutung die Assimilation und, wie neuerdings Kniep gezeigt hat, das Verhältnis der Atmung zur Assimilation. Kniep fand, daß bei *Fucus* die Atmung durch Temperaturerniedrigung rascher sinkt als die Assimilation. Die Folge ist die Möglichkeit einer hinreichenden Ernährung der Algen in kalten nordischen Gewässern.

Mit einer Nachprüfung und weiteren Bearbeitung dieses Gebietes war ich beschäftigt, als durch den Kriegsausbruch weitere Untersuchungen unmöglich wurden. Die wenigen Versuche, die ich anstellen konnte, möchte ich hier jedoch mitteilen, da sie eine

kleine Erweiterung unserer Kenntnisse vom Gasaustausch der Algen bedeuten.

Tabelle 11.

Wirkung der Temperatur auf die Assimilation.

Alge	Protokoll-Nr.	Temperatur	Licht	O_2-Austausch
Fucus serratus .	603	17,0—17.5	100 Kerzen, 65 cm	+ 0,0002125
Desgl.	604	etwas über 0	100 „ 65 „	+ 0,004232
Cladophora X[1]) des Süßwassers	567	22,75—22.75	Auerlampen	+ 0,003986
Desgl.	568	+ 3	„	+ 0,002693
Cladophora Y des Süßwassers . .	572	19,5—17	„	+ 0,0007810
Desgl.	573	+ 3 bis + 2	„	+ 0,0005132
Desgl.	581	21,5—23,5	„	+ 0,002187
Desgl.	584	+ 3,5 bis + 2,5	„	+ 0,003469

In Tabelle 11 sind die Versuche zusammengestellt. Bei dem Versuch mit *Fucus serratus* sehen wir in der Kälte eine Sauerstoffzunahme, die das 20fache von der bei hoher Temperatur beträgt. Das Resultat ist im ersten Augenblick höchst überraschend, läßt sich aber ganz einfach erklären. Leider machte ich bei dem Versuch keine Gewichtsbestimmung der verwendeten Pflanzen, so daß eine genaue Angabe der Assimilation von 1 g Gewicht unmöglich ist. Die Angabe bei Versuch 603 und 604 bezieht sich daher auf die Gesamtmenge der verwendeten Pflanzen. 10 g Frischgewicht wurden ganz sicher mindestens verwendet; wenn wir also den Assimilationswert danach umrechnen würden, erhielten wir eine Zahl, die bei der hohen Temperatur erst mit der vierten, bei der niedrigen mit der dritten Stelle hinter dem Komma beginnt. Das ist ein sehr niedriger Wert, der hinter der Atmungsgröße bei gleicher Temperatur zurückbleibt. Aus dieser schwachen Assimilation folgt, daß die Lichtintensität nahe der unteren Schwelle für die Assimilation stand. Bei hoher Temperatur findet die normale Atmung der Algen statt, die bei der geringen Lichtstärke

1) Die Lichtwerte bei den drei Versuchsgruppen mit *Cladophora* wurden nicht näher bestimmt. Sie sind in den drei Gruppen verschieden und nicht miteinander zu vergleichen.

des Versuches der Assimilation fast gleichwertig ist. Die Folge ist eine nur geringe O_2-Zunahme im Versuchswasser. Bei tiefer Temperatur hingegen findet, wie wir aus Tabelle 5 gesehen haben, eine starke Herabsetzung der Atmung statt. Würde die Assimilation im gleichen Maße erniedrigt werden, so würden wir im Versuchswasser eine Verminderung der Sauerstoffzunahme gegenüber dem Versuch bei höherer Temperatur finden. Da das nicht der Fall ist, ziehen wir den Schluß, daß die Assimilation nicht in gleichem Maße herabgesetzt wurde, wie die Atmung.

Aus dem Versuch geht hervor, daß sich die Alge bei schwachem Licht bei niedriger Temperatur viel besser ernähren kann als bei höherer.

Bei noch etwas schwächerem Licht muß der Fall eintreten, daß bei hoher Temperatur überhaupt keine Aufnahme von organischen Stoffen mehr stattfindet, weil der Abbau durch die Atmung stärker ist als die Zufuhr durch die Assimilation, während bei tieferer Temperatur noch Speicherung von C-Verbindungen möglich ist.

Daß Pflanzen mit einem derartigen Stoffwechsel prädestiniert sind, die kalten, lichtarmen Meere der Polarzone zu bevölkern, ist ohne weiteres verständlich.

Eine Erklärung, warum nur bestimmte Algen im Eismeer vorkommen, ist damit jedoch nicht gegeben. Man könnte annehmen, daß die eben besprochenen Eigenschaften den nicht in arktischen Gewässern lebenden Algen fehlen. Das ist aber nicht der Fall, wie die Versuche mit Süßwassercladophoren (Tabelle 10) zeigen. In Versuch 581/84 haben wir ein ganz gleiches Verhalten wie bei *Fucus*, in der Kälte stärkere Assimilation wie in der Wärme. In den anderen vier Versuchen war die Assimilation (wohl infolge höheren Lichtes) stärker; sie überwog auch bei höherer Temperatur die Atmung, und infolgedessen tritt bei niedriger Temperatur eine Verminderung der O_2-Ausscheidung ein. Die Assimilation sinkt dabei um $^1/_3$ ihres Wertes, die Atmung der gleichen Exemplare der Algen sank bei entsprechender Temperaturerniedrigung (Tabelle 5) aber um $^3/_4$ des Wertes bei hoher Temperatur.

Noch deutlicher tritt uns die Bedeutung der Temperatur für den Gaswechsel bei der Zusammenstellung in Tabelle 12 entgegen. Leider konnte ich dort nur die Versuche mit den Süßwassercladophoren aufnehmen, weil ich bisher nur mit diesen Pflanzen Assimilations- und Atmungsversuche am selben Exemplar machte.

Tabelle 12.

Der Koeffizient $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ bei verschiedener Temperatur.

Protokoll-Nr.	Hohe Temperatur (20—22° C)		Protokoll-Nr.	Niedrige Temperatur (2—3,5° C)	
567/69	$\frac{0,003986}{0,006777}$	0,5882	568/70	$\frac{0,002697}{0,001683}$	1,603
572/75	$\frac{0,0007810}{0,01848}$	0,04227	573/74	$\frac{0,0005132}{0,0005574}$	0,9207
581/80	$\frac{0,002187}{0,005110}$	0,4280	584/83	$\frac{0,003469}{0,001685}$	2,059

Bei hoher Temperatur fällt bei den angewandten Lichtmengen der Koeffizient $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ zugunsten der Atmung aus, während bei niedriger Temperatur das Umgekehrte eintritt. Nur bei der mittleren Versuchsreihe, wo wir es mit einer ganz besonders starken Atmung, deren Grund nicht zu ermitteln ist, zu tun haben, ist auch in der Kälte die Atmung noch etwas stärker als die Assimilation. Die Veränderung des Koeffizienten ist aber trotzdem deutlich.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden bereits im Jahre 1911 begonnen. Die mitgeteilten Atmungswerte habe ich vollkommen unabhängig von den inzwischen erschienenen Ergebnissen Knieps gewonnen. Die Versuche wurden in den botanischen Instituten der Universitäten in Kiel und Würzburg, der weitaus größere Teil an der biologischen Anstalt auf Helgoland ausgeführt. Dem Direktor der Anstalt, Herrn Geheimrat Heincke, bin ich für die wiederholte Überlassung von Arbeitsplätzen sowie für die Anschaffung der für die Untersuchungen nötigen Arbeitsmittel zu großem Dank verpflichtet. Ferner danke ich den Herren Professoren Kniep, Kuckuck, Küster, Nordhausen, Reincke und Schröder, die das Zustandekommen der Arbeit gefördert haben.

Würzburg, Botanisches Institut
Anfang August 1914.

Anhang I.

Protokolle der allgemeinen Atmungsversuche.

In den folgenden Tabellen sind die Protokolle einer großen Zahl der angestellten Atmungsversuche wiedergegeben.

Die meisten Rubriken sind ohne Erörterung verständlich. In der Rubrik „vorgewärmt“ ist die Zeit angegeben, welche die Alge im Versuchszimmer vor der Atmung verbrachte. Das frisch gesammelte Material gelangte stets in längstens 4 Stunden ins Zimmer und konnte sich in der „Vorwärmzeit“ an die dortige Temperatur gewöhnen. Unter „O_2 vor Versuch“ und „O_2 nach Versuch“ ist die Sauerstoffmenge mitgeteilt, welche in 100 ccm des Versuchswassers vor resp. nach der Atmung der Algen enthalten war. Es ist jedoch nicht die direkte Sauerstoffmenge angegeben, sondern die Menge der zur Titration von 100 ccm Versuchswasser verbrauchten Thiosulfatmenge. Ich verwendete $^n/_{100}$ Thiosulfatlösung, von der 1 ccm 0,055825 ccm O_2 entspricht. Die benutzte Lösung war jedoch nicht genau $^1/_{100}$ normal, sondern schwankte. Der für die einzelnen Versuche gültige Titerwert ist aus Anhang IV ersichtlich. Die Neueinstellung der in großen Mengen (10 l) hergestellten Normallösung auf $^n/_{10}$ $K_2Cr_2O_7$- resp. KJO_3-Lösung geschah nach Verlauf einiger Tage. Für die Zwischenzeit wurde der Wert aus der Differenz der vorhergehenden und der letzten Einstellung berechnet.

Die Zahlen in der Abteilung Versuchsgefäß geben die Menge Wasser an, welche die verwendete Flasche enthielt.

Dann folgen die aus den vorhergehenden Zahlen berechneten Kubikzentimeter Sauerstoff, die von den Algen in 1 Minute veratmet wurden, und zwar bezogen auf 1 g Frischgewicht und auf 1 g Trockengewicht.

Die Algen sind in alphabetischer Reihenfolge geordnet.

Die Versuche über die Wirkung der Besonnung und die Einwirkung der Temperatur auf die Atmung und die Assimilation sind gesondert am Schluß aufgezählt.

Versuch-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Trockengewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Frischgewicht	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Trockengewicht	
37	*Ascophyllum nodosum* . .	26. 3. 1913	2 Tage	10	1,5022	166	11,4—12,2	9,45	7,5	547	0,0003441	0,002290	3—8 cm lange Enden der Riemen oberhalb der letzten Luftblase. Durch Brandung etwas beschädigt.
38	„ „ . . .	16. 3. 1913	2 „	10	1,5735	166	11,4—12,2	9,45	7,33	530	0,0003624	0,002303	Desgl.
156	„ „ . . .	5. 4. 1913	2 „	15	2,1562	120	11,4—12	11,95	9,90	567,5	0,0003317	0,002306	Desgl.
157	„ „ . . .	5. 4. 1913	2 „	15	3,8813	120	11,4—12	11,95	9,31	547	0,0001639	0,001591	Mehrere cm lange Stücke aus dem mittleren Teil der Pflanzen.
168	*Cladophora arcta* . . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,4044	120	11,5—11	12,14	9,28	537	0,001291	0,01598	Ganze Pflanzen.
180	„ „ . . .	9. 4. 1913	1 „	5	0,4380	120	11,8—12,2	12,25	9,5	547	0,001264	0,01443	Desgl.
40	*Cladophora rupestris* . .	28. 3. 1913	1 „	10	1,3970	180	10,1—11	8,425	4,8	553,5	0,0005819	0,004165	Ganze Pflanzen in Zoosporenbildung.
42	„ „ . .	28. 3. 1913	1 „	10	1,5068	180	10,1—11	8,425	3,85	530	0,0007033	0,004669	Desgl.
61	„ „ . .	30. 3. 1913	3 Tage	5	0,8657	105	10,3—10,7	8,25	5,125	547	0,001710	0,009878	Desgl.
62	„ „ . .	30. 3. 1913	3 „	5	0,8445	105	10,3—10,7	8,25	4,23	537	0,002163	0,01281	Desgl.
94	„ „ . .	31. 3. 1913	4 „	10	—	165	13—13,2	10,05	3,23	530	0,001147	—	Desgl.
95	„ „ . .	31. 3. 1913	4 „	10	—	165	13—13,2	10,05	3,45	547	0,001145	—	Desgl.
169	*Cladophora sericea* . . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,4251	120	11,5—11	12,14	9,65	571	0,001195	0,01406	Ganze Pflanzen. Verunreinigt durch wenig Diatomeen.
181	„ „ . . .	9. 4. 1913	1 „	5	0,4380	120	11,8—12,2	12,25	9,5	547	0,001264	0,01443	Desgl.
266	*Cladophora species* . . .	13. 5. 1913	4 Std.	4,2	0,4166	120	11,8—12,2	10,85	8,55	537	0,001416	0,01428	Ganze Pflanzen.
277	„ „ . . .	14. 5. 1913	1 Tag	7	0,5551	209	9,6—12	11,7	7,8	557,5	0,0008274	0,01043	Desgl.
55	*Chondrus crispus* . . .	30. 3. 1913	2 Tage	5	0,7070	105	10,3—10,7	8,25	7,35	530	0,0004779	0,003388	Ganze junge Pflanzen von 1—2 cm Länge, unverzweigt, Thallus zylindrisch.

56	*Chondrus crispus* . . .	30. 3. 1913	2 Tage	5	0,9185	105	10,3—10,7	8,25	6,425	553,5	0,001012	0,005510	Ganze Pflanzen, älter als in Vers. 55, reich verzweigt. Thallus flächenförmig. Keine Fortpflanzungsorgane.
92	„ „ . . .	31. 3. 1913	3 „	10	—	165	13—13,2	10,05	6,45	571	0,0006529	—	Ganze Pflanzen wie in Vers. 56, teilweise fruktifizierend.
93	„ „ . . .	31. 3. 1913	3 „	10	—	165	13—13,2	10,05	6,75	524	0,0005792	—	Desgl.
185	„ „ . . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,6521	120	11,8—12,2	12,25	10,2	553,5	0,0009540	0,007315	Ganze Pflanzen ohne Fruktifikation, verzweigt.
254	*Chorda filum*	12. 5. 1913	1 „	—	0,1831	120	9,4—10,0	11,575	10,35	571	—	0,01838	Ganze Pflanzen, enthalten Gas, das aber durch 24'' Verdunkelung der Pflanzen vor dem Versuch O_2-frei wurde. Sehr wenig Diatomeen.
273	„ „	13. 5. 1913	2 Tage	1,2	0,0880	120	11,8—12,2	10,85	9,85	553,5	0,002221	0,03028	Desgl.
244	*Chorda tomentosa* . . .	11. 5. 1913	1 Tag	4,5	0,2816	140	8,5—9,5	11,6	10,0	530	0,0005834	0,01243	Ganze Pflanzen.
255	„ „ . . .	12. 5. 1913	2 Tage	—	0,4254	120	9,4—10	11,575	9,35	530	—	0,008422	Desgl.
256	*Chordaria flagelliformis* .	12. 5. 1913	2 „	—	0,2766	120	9,4—10	11,575	10,35	530	—	0,01130	Ganze Pflanzen. Nicht ganz frei von Diatomeen.
245	„ „	11. 5. 1913	1 Tag	5,3	0,5198	140	8,5—9,5	11,6	9,5	557,5	0,0009116	0,009296	Desgl.
271	„ „	13. 5. 1913	1 „	3,2	0,2979	120	11,8—12,2	10,85	7,15	530	0,002951	0,03170	Ganze Pflanzen, jünger als die in Vers. 245 und 256.
98	*Cystoclonium purpurascens*	31. 3. 1913	2 Tage	10	—	165	13—13,2	10,05	4,3	557,5	0,001018	—	Ganze Pflanzen.
99	„ „	31. 3. 1913	2 „	10	—	165	13—13,2	10,05	4,4	550,5	0,0009880	—	Desgl.
287	„ „	15. 5. 1913	1 Tag	8	0,5019	120	12,2—12,5	11,075	9,1	571	0,0006788	0,01082	
49	*Delesseria alata* . . .	29. 3. 1913	1 „	5	0,6205	180	12,4—11	9,0	5,9	557,5	0,001086	0,008170	Desgl.
50	„ „ . . .	29. 3. 1913	1 „	5	0,605	180	12,4—11,0	9,0	5,575	524	0,001077	0,008701	Desgl.
123	„ „ . . .	4. 4. 1913	1 „	2,3	—	120	12—12,6	12,875	11,3	530	0,001558	—	Nur junge Blätter.
241	„ „ . . .	11. 5. 1913	1 „	3,5	0,3677	140	8,5—9,5	11,6	10,6	537	0,0006179	0,005882	Ganze Pflanzen.
252	„ „ . . .	12. 5. 1913	2 Tage	—	0,1707	120	9,4—10	11,575	10,8	537	—	0,01174	Desgl.

Versuch-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Trockengewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Frischgewicht	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Trockengewicht	
284	*Delesseria alata* . . .	15. 5. 1913	1 Tag	3	0,3322	120	12,2—12,5	11,075	10,0	537	0,0009266	0,008368	Ganze Pflanzen.
47	*Delesseria sanguinea* . .	29. 3. 1913	1 „	5	0,3532	180	12,4—11,0	9,0	6,525	567,5	0,0008232	0,01183	Junge Blätter von etwa 8 cm Länge. Angetriebenes Material.
48	„ „ . .	29. 3. 1913	1 „	5	0,3659	180	12,4—11,0	9,0	6,775	571	0,0007151	0,01018	Desgl.
124	„ „ . .	4. 4. 1913	1 „	5	—	120	12—12,6	12,875	9,12	553,5	0,001784	—	Junge Blätter von 5 cm Länge. Gedredgt aus 7 m Tiefe.
138	„ „ . .	4. 4. 1913	1 „	4	0,2525	120	13—12,9	12,05	8,91	571	0,001923	0,03046	Desgl.
211	„ „ . .	14. 4. 1913	nicht	5	0,3919	122	9,9—10,9	13,45	10,12	553,5	0,001450	0,01851	Junge Blätter von einem angetriebenen Exemplar.
212	„ „ . .	14. 4. 1913	nicht	5	0,4053	122	9,9—10,9	13,45	10,09	571	0,001508	0,01861	Desgl.
285	„ „ . .	15. 5. 1913	1 Tag	6,5	0,5932	120	12,2—12,5	11,075	8,95	524	0,0008249	0,009039	Blätter einer ausgewachsenen Pflanze. Gedredgt.
225	„ „ . .	1. 5. 1913	2 Tage	3,5	0,3347	120	14—14	13,225	11,65	510,5	0,001048	0,01095	Vermutlich ausgewachsene Blätter der schmächtigen Ostseeform. Gedredgt. Kiel.
232	„ „ . .	2. 5. 1913	3 „	3,5	0,3347	112	14,5—15	13,05	11,2	510,5	0,001319	0,01375	Desgl.
227	*Delesseria sinuosa* . .	1. 5. 1913	2 „	4	0,4341	120	14—14	13,225	11,35	489	0,001045	0,01251	Diesjährige Blätter. Stellenweise durch vereinzelte Diatomeen verunreinigt. Kiel.
233	„ „ . .	2. 5. 1913	3 „	4	0,4341	111	14,5—15	13,05	11,3	489	0,001055	0,009720	Desgl.
175	*Desmarestia aculeata* . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,5915	120	11,5—11	12,14	7,5	569	0,002219	0,01876	Dicht mit Haarbüscheln besetzte, etwa 10 cm lange Enden der Äste. Nicht völlig diatomeenfrei.

189	*Desmarestia aculeata* . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,5782	120	11,8—12,2	12,25	7,475	530	0,002128	0,01840	Desgl.
272	„ „ . .	13. 5. 1913	4 Std.	2,8	—	120	11,8—12,2	10,85	8,6	557,5	0,002396	—	Desgl. Ohne Diatomeen.
281	„ „ . .	14. 5. 1913	1 Tag	3	0,2493	209	9,6—12	11,7	8,0	530	0,001808	0,02226	Desgl.
289	„ „ . .	15. 5. 1913	1 „	6	0,5189	120	12,2—12,5	11,075	6,8	557,5	0,001912	0,02211	Desgl.
121	„ „ . .	3. 4. 1913	1 „	10	2,2449	120	12,4—13,0	11,93	8,1	571	0,0009385	0,003838	Seitenzweige der Winterform der Alge ohne Haarbüschel.
122	„ „ . .	3. 4. 1913	1 „	10	2,3505	120	12,4—13,0	11,93	8,3	569	0,0008864	0,003503	Desgl.
274	*Desmarestia viridis* . .	13. 5. 1913	4 Std.	3,2	0,2375	120	11,8—12,2	10,85	8,0	550,5	0,002361	0,03181	Pflanzen ohne Hauptachse.
282	„ „ . .	14. 5. 1913	1 Tag	2	0,1272	209	9,6—12	11,7	9,9	557,5	0,001387	0,02181	Desgl.
288	„ „ . .	15. 5. 1913	1 „	2,3	0,1218	120	12,2—12,5	11,075	9,85	530	0,001359	0,02567	Desgl.
231	„ „ . .	1. 5. 1913	2 Tage	2,4	0,13595	96	14—14	13,3	10,9	455	0,002075	0,03663	Ganze Pflanzen. Kiel.
237	„ „ . .	2. 5. 1913	3 „	2,4	0,13595	108	14,5—15	13,05	11,325	477	0,001737	0,02290	Desgl.
133	*Dumontia filiformis* . .	4. 4. 1913	1 Tag	5	0,2964	120	12—12,6	12,875	9,0	567,5	0,001858	0,03184	Ganze Pflanzen. Verunreinigt durch wenig Diatomeen.
135	„ „ . .	4. 4. 1913	1 „	5	0,2958	120	13—12,9	12,05	7,45	530	0,002093	0,03538	Desgl.
242	„ „ . .	11. 5. 1913	1 „	12	0,7175	140	8,5—9,5	11,6	8,8	571	0,0005499	0,009198	Ganze Pflanzen.
253	„ „ . .	12. 5. 1913	2 Tage	—	0,3441	120	9,4—10	11,575	10,0	524	—	0,01155	Desgl.
270	„ „ . .	13. 5. 1913	4 Std.	3	0,1530	120	11,8—12,2	10,85	10,0	530	0,0007231	0,01418	Desgl.
286	„ „ . .	15. 5. 1913	1 Tag	7	0,3831	120	12,2—12,5	11,075	8,3	530	0,001012	0,01849	Desgl.
230	„ „ . .	1. 5. 1913	2 Tage	11,5	0,4921	120	14—14	13,225	6,425	477	0,001286	0,03005	Ganze Pflanzen. Verunreinigt durch wenig Diatomeen. Kiel.
236	„ „ . .	2. 5. 1913	3 „	11,5	0,4921	108	14,5—15	13,05	7,075	455	0,001198	0,02799	Desgl.
294	*Ectocarpus siliculosus* .	14. 6. 1913	1 Tag	2,5	0,2461	148	9,5—9,5	12,15	9,3	460	0,001817	0,01847	Ganze Pflanzen mit wenig Fortpflanzungsorganen, sind wohl schon ausgewachsen. Kiel.
295	„ „ .	14. 6. 1913	1 Tag	2,0	0,1432	149	9,5—9,5	12,15	9,92	510,5	0,001964	0,02743	Desgl.
297	„ „ .	14. 6. 1913	1 „	2,5	0,2151	151	9,5—9,5	12,15	9,65	477	0,001665	0,01936	Desgl.

Versuch-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Trockengewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Frischgewicht	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Trockengewicht	
298	*Ectocarpus siliculosus* . .	14. 6. 1913	1 Tag	1,5	0,1120	152	9,5—9,5	12,15	10,1	455	0,002103	0,02817	Ganze Pflanzen mit wenig Fortpflanzungsorganen, sind wohl schon ausgewachsen. Kiel.
299	„ „ . .	14. 6. 1913	1 „	2,5	0,2250	153	9,5—9,5	12,15	9,2	449,5	0,001782	0,01980	Desgl.
300	„ „ . .	15. 6. 1913	2 Tage	=	297	134	9,75—9,75	12,25	9,5	460	0,001941	0,02039	Desgl.
301	„ „ . .	15. 6. 1913	2 „	=	295	134	9,75—9,75	12,25	10,5	510,5	0,001714	0,02393	Desgl.
303	„ „ . .	15. 6. 1913	2 „	=	297	134	9,75—9,75	12,25	9,75	477	0.001876	0,02181	Desgl.
304	„ „ . .	15. 6. 1913	2 „	=	298	134	9,75—9,75	12,25	10,5	455	0,002036	0,02727	Desgl.
305	„ „ . .	15. 6. 1913	2 „	=	299	134	9,75—9,75	12,25	9,5	449,5	0,001897	0,02107	Desgl.
268	„ „ . .	13. 5. 1913	4 Std.	1,6	0,1693	120	11,8—12,2	10,85	6,9	571	0,006787	0,06414	Ganze Pflanzen.
280	„ „ . .	14. 5. 1913	1 Tag	2,4	0,2640	209	9,6—12	11,7	7,0	530	0,002876	0,02609	Desgl.
267	*Ectocarpus tomentosus* .	13. 5. 1913	4 Std.	2,2	—	120	11,8—12,2	10,85	8,75	524	0,002408	—	Desgl.
279	„ „ .	14. 5. 1913	1 Tag	1,9	0,1906	209	9,6—12	11,7	9,85	571	0,001537	0,01006	Desgl.
167	*Enteromorpha compressa*	9. 4. 1913	1 „	5	0,2388	120	11,5—11	12,14	9,41	553,5	0,001270	0,02660	Ganze Pflanzen von 10—11 cm Länge.
179	„ „	9. 4. 1913	1 „	5	0,2319	120	11,8—12,2	12,25	9,31	567,5	0,001402	0,03024	Desgl.
290	„ „	15. 5. 1913	1 „	5	0,3535	120	12,2—12,5	11,075	8,8	553,5	0,001213	0,01715	Ganze Pflanzen von verschiedener Länge.
291	„ „	15. 5. 1913	1 „	4,4	0,3051	120	12,2—12,5	11,075	8,85	550,5	0,001341	0,01933	Desgl.
166	*Enteromorpha Linza* . .	9. 4. 1913	1 „	5	0,6940	120	11,5—11	12,14	5,175	530	0,003103	0,02236	Ganze Pflanzen.
178	„ „ . .	9. 4. 1913	1 „	5	—	120	11,8—12,2	12,25	4,2	524	0,003546	—	Desgl.
247	„ „ . .	11. 5. 1913	1 „	3,7	0,3652	140	8,5—9,5	11,6	7,45	550,5	0,002549	0,02582	Ganze Pflanzen. Lebhafte Zoosporenbildung.
261	„ „ . .	12. 5. 1913	2 Tage	3,5	0,2353	120	9,4—10	11,575	8,6	569	—	0,03464	Desgl.

276	*Enteromorpha Linza* . .	13. 5. 1913	4 Std.	2,3	0,2436	120	11,8—12,2	10,85	9,6	569	0,001489	0,01406	Ganze Pflanzen.
278	" " . .	14. 5. 1913	1 Tag	2,6	0,3051	209	9,6—12	11,7	7,8	524	0,002173	0,01852	Desgl.
33	*Fucus platycarpus* . .	26. 3. 1913	2 Tage	10	1,3611	164	11,4—12,2	9,45	6,975	530	0,0004284	0,003147	Ganze Pflanzen mit Konzeptakeln aus der höchsten Spritzzone. Durch Brandung stark zerrissen.
34	" " . .	26. 3. 1913	2 "	10	1,3878	164	11,4—12,2	9,45	7,1	569	0,0004366	0,003146	Desgl.
154	" " . .	5. 4. 1913	2 "	20	—	120	11,4—12,0	11,95	5,625	569	0,0007696	—	Konzeptakelfreie Pflanzen ohne Stiel verwendet. Aus der Spritzzone.
155	" " . .	5. 4. 1913	2 "	20	4,2863	120	11,4—12,0	11,95	6,0	537,5	0,0006838	0,003190	Desgl.
217	" " . .	14. 4. 1913	nicht	5	0,5045	122	9,9—10,9	13,45	11,31	524	0,0009096	0,009016	Ganze Pflanzen frei von Konzeptakeln aus der Spülzone. Zwischen *Fucus serratus* wachsend. Sehr breitlaubige Form.
218	" " . .	14. 4. 1913	nicht	5	0,5418	122	9,9—10,9	13,45	10,975	557,5	0,001111	0,01026	Desgl.
25	" " . .	25. 3. 1913	1 Tag	5	0,7547	120	11—12,2	12,0	10,55	567,5	—	—	= Vers. 33.
26	" " . .	25. 3. 1913	1 "	5	0,7153	120	11—12,2	12,0	10,8	570	—	—	Desgl.
63	*Fucus serratus*	30. 3. 1913	2 Tage	5	0,6230	105	10,3—10,7	8,25	6,025	571	0,001273	0,01022	Ganze junge Pflanzen von 5—10 cm Länge.
64	" "	30. 3. 1913	2 "	5	—	105	10,3—10,7	8,25	6,1	567,5	0,001222	—	Desgl.
118	" "	3. 4. 1913	1 Tag	10	1,0273	120	12,4—13,0	11,93	9,0	553,5	0,0006960	0,006776	6 cm lange vegetative Enden großer konzeptakeltragender Pflanzen.
119	" "	3. 4. 1913	1 "	10	1,1011	120	12,4—13,0	11,93	8,95	547	0,0006996	0,006354	Desgl.
213	" "	14. 4. 1913	nicht	5	0,6904	122	9,9—10,9	13,45	11,83	571	0,0007503	0,005434	Vegetative Enden von großen Pflanzen, die noch nicht fruktifiziert haben.
214	" "	14. 4. 1913	nicht	5	0,7124	122	9,9—10,9	13,45	11,625	550,5	0,0007794	0,005471	Desgl.
588	" "	28. 7. 1914	nicht	10	—	240	15,5—15,5	9,830	4,825	530	0,0005703	—	Vegetative Enden.
589	" "	28. 7. 1914	nicht	10	—	240	15,5—15,5	9,830	4,975	537	0,0005736	—	Desgl.

Versuch-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Trockengewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Frischgewicht	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Trockengewicht	
120	*Fucus serratus* . . .	3. 4. 1913	1 Tag	10	1,0907	120	12,4—13,0	11,53	9,65	530	0,0005168	0,004755	Konzeptakeln.
590	" "	28. 7. 1914	nicht	10	—	240	16,5—15,5	9,830	6,725	557,5	0,0003719	—	Desgl.
591	" "	28. 7. 1914	"	10	—	240	15,5—15,5	9,830	7,025	571	0,0003443	—	Desgl.
65	" "	30. 3. 1913	2 Tage	5	—	105	10,3—10,7	8,25	6,425	550,5	0,001007	—	Kleingehackte junge Pflanzen.
66	" "	30. 3. 1913	2 "	5	—	105	10,3—10,7	8,25	6,6	569	0,0009407	—	Desgl.
592	" "	28. 7. 1914	nicht	10	—	240	15,5—15,5	9,830	6,425	567,5	0,0004154	—	Kleingehackte Thallusenden.
593	" "	28. 7. 1914	"	10	—	240	15,5—15,5	9,830	5,975	550,5	0,0004562	—	
35	*Fucus vesiculosus* . . .	26. 3. 1913	2 Tage	10	1,4077	165	11,4—12,2	9,45	5,625	524	0,0006503	0,004620	Wenige cm lange wachsende Enden der Pflanzen ohne Blasen und Konzeptakeln.
36	" "	26. 3. 1913	2 "	10	1,2088	166	11,4—12,2	9,45	5,8	550,5	0,0006482	0,005366	Desgl.
153	" "	5. 4. 1913	2 "	20	—	120	11,4—12,0	11,95	5,3	550,5	0,0007828	—	Desgl.
215	" "	14. 4. 1913	nicht	5	0,6903	122	9,9—10,9	13,45	11,29	547	0,0009586	0,006944	Desgl.
216	" "	14. 4. 1913	"	5	0,7132	122	9,9—10,9	13,45	11,65	567,5	0,0008471	0,005939	Desgl.
152	" "	5. 4. 1913	2 Tage	15	4,5362	120	11,4—12	11,95	9,08	530	0,0004336	0,001401	Thallusstiele ohne Blätter.
27	*Furcellaria fastigiata* . .	26. 3. 1913	2 "	10	0,7833	157	11,4—12,2	9,45	6,475	553,5	0,0005616	0,005616	Junge Thallusenden von $1^1/_2$—3 cm Länge.
28	" " . .	26. 3. 1913	2 "	10	0,8049	159	11,4—12,2	9,45	6,57	537	0,0005209	0,006472	Desgl.
127	" " . .	4. 4. 1913	1 Tag	5	—	120	12—12,6	12,875	11,42	524	0,0006543	—	Desgl. Sehr kräftige Pflanzen aus 7 m Tiefe gedredgt.
144	" " . .	4. 4. 1913	1 "	5	0,4248	121	13—12,9	12,05	10,51	567,5	0,0007368	0,008672	Junge Thallusenden von Pflanzen aus der Gezeitengrenze.

228	*Furcellaria fastigiata* . .	1. 5. 1913	2 Tage	8,2	0,7369	120	14—14	13,225	10,925	449,5	0,0005749	0,006398	Wachsende Spitzen der schmächtigen Ostseeform. Kiel.
234	„ „ . .	2. 5. 1913	3 „	8,2	0,7369	109	14,5—15	13,05	11,4	449,5	0,0004542	0,005055	Desgl.
57	*Halidrys siliquosa* . . .	30. 3. 1913	3 „	10	1,5615	105	10,3—10,7	8,25	4,775	530	0,0009229	0,005909	5—10 cm lange Enden der Pflanzen mit Konzeptakeln.
58	„ „ . . .	30. 3. 1913	3 „	10	1,5709	105	10,3—10,7	8,25	5,15	524	0,0008139	0,005181	Desgl.
196	*Laminaria digitata* . .	10. 4. 1913	2 „	10	0,9190	120	10,2—11,4	13,30	11,65	537	0,0003698	0,004024	Wachsender basaler Teil von $2^1/_2$ m langen Pflanzen.
197	„ „ . .	10. 4. 1913	2 „	10	0,8651	120	10,2—11,4	13,30	11,95	553,5	0,0003118	0,003604	Desgl.
84	*Laminaria hyperborea* .	31. 3. 1913	nicht	20	1,7140	180	13,4—13,2	9,375	1,175	550,5	0,00009418	0,001121	Junges diesjähriges Stielstück der Pflanze.
85	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	1,9630	180	13,4—13,2	9,375	1,150	557,5	0,00009334	0,0009488	Desgl.
86	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	2,2144	180	13,4—13,2	9,375	0,375	577	0,00002932	0,0002647	Altes vorjähriges Stielstück.
87	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	1,8557	180	13,4—13,2	9,375	0,325	530	0,00002683	0,0002881	Desgl.
88	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	1,9272	180	13,4—13,2	9,375	0,525	530	0,00004051	0,0004203	Altes vorjähriges Stielstück. Der zylindrische Stiel durch zwei senkrecht aufeinander stehende Längsschnitte in vier gleiche Teile zerlegt.
89	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	1,9346	180	13,4—13,2	9,375	0,525	547	0,00004181	0,0004322	Desgl.
90	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	1,7757	180	13,4—13,2	9,375	0,325	524	0,00002479	0,0002793	Altes vorjähriges Stielstück. Geschält.
91	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	—	180	13,4—13,2	9,375	0,265	571	0,00002172	—	Desgl.
80	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	0,6150	180	13,4—13,2	9,375	5,065	530	0,0003908	0,01271	Junges diesjähriges Laub.
81	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	0,5185	180	13,4—13,2	9,375	5,175	553	0,0004170	0,01609	Desgl.
82	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	0,6452	180	13,4—13,2	9,375	3,675	569	0,0003044	0,009436	Altes vorjähriges Laub von derselben Pflanze wie in Vers. 80, 81.
83	„ „ .	31. 3. 1913	„	20	0,6589	180	13,4—13,2	9,375	3,550	553,5	0,0002860	0,008683	Desgl.

Versuch-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Trockengewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Frischgewicht	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Trockengewicht	
114	*Laminaria phyllitis* . .	3. 4. 1913	3 Tage	10	0,6689	120	12,4—13	11,93	7,6	553,5	0,001028	0,01537	Ganze Pflanzen von 10 cm Länge, am Rande noch eine schmale einschichtige Zone.
115	„ „ . .	3. 4. 1913	3 „	10	0,6983	120	12,4—13	11,93	6,6	550,5	0,001259	0,01803	Desgl.
176	„ „ . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,2793	120	11,5—11,0	12,14	10,4	567,5	0,0008301	0,01486	10 Pflänzchen von 20 cm Länge.
177	„ „ . .	9. 4. 1913	1 „	5	0,3352	120	11,5—11,0	12,14	10,32	524	0,0008018	0,01196	2 Pflanzen von $1/2$ m Länge.
191	„ „ . .	10. 4. 1913	2 Tage	10	0,5096	120	10,2—11,4	13,30	9,8	567,5	0,0008292	0,01627	Ganze Pflanzen = 114.
249	„ „ . .	11. 5. 1913	2 „	6	0,3797	140	8,5—9,5	11,6	9,3	569	0,0009001	0,01423	Ganze Pflanzen, 15 cm lang.
194	*Laminaria saccharina* . .	10. 4. 1913	2 „	10	0,6334	120	10,2—11,4	13,30	9,725	550,5	0,0008446	0,01333	Basaler Teil des Blattes einer 2 m langen Pflanze.
195	„ „ . .	10. 4. 1913	2 „	10	—	120	10,2—11,4	13,3	9,55	571	0,0008936	—	Desgl.
251	*Monostroma Grevillei* . .	11. 5. 1913	1 Tag	5,3	0,3562	140	8,5— 9,5	11,6	8,45	547	0,001342	0,01997	Ganze Pflanzen von 8 cm Länge. Enden Zoosporen bildend. Ganz wenig Diatomeen.
262	„ „ . .	12. 5. 1913	2 Tage	—	0,2325	120	9,4—10,0	11,575	9,0	553,5	—	0,02952	Desgl.
134	*Phyllitis Fascia* . . .	4. 4. 1913	1 Tag	2,4	0,2499	120	12—12,6	12,875	8,875	547	0,003913	0,03758	Ganze Pflanzen. Durch Fadenbakterien etwas verunreinigt.
141	„ „ . . .	4. 4. 1913	1 „	2,3	0,2264	120	13—12,9	12,05	8,2	530	0,003808	0,03868	Desgl.
125	*Phyllophora Brodiaei* . .	4. 4. 1913	1 „	5	0,4659	120	12—12,6	12,875	10,5	537	0,001095	0,01175	Diesjährige Blätter.
142	„ „ . .	4. 4. 1913	1 „	5	0,3766	120	13—12,9	12,05	10,4	550,5	0,0007797	0,01035	Desgl.

51	*Plocamium coccineum* . .	29. 3. 1913	1 Tag	5	0,3779	180	12,4—11,0	9,0	7,35	530	0,0005249	0,006788	Ganze Pflanzen. Angetriebenes Material.
52	„ „ . .	29. 3. 1913	1 „	5	0,3811	180	12,4—11,0	9,0	7,15	530	0,0005886	0,007548	Desgl.
263	„ „ . .	12. 5. 1913	1 „	—	0,3040	120	9,4—10	11,575	10,925	547	—	0,008839	Desgl.
187	*Pogotrichum filiforme* . .	9. 4. 1913	1 „	5	—	120	11,8—12,2	12,25	7,8	557,5	0,002085	—	Ganze Pflanzen.
188	„ „ . .	9. 4. 1913	1 „	5	0,2966	120	11,8—12,2	12,25	7,95	569	0,002057	0,03467	Desgl.
126	*Polyides rotundus* . . .	4. 4. 1913	1 „	5	0,4333	120	12—12,6	12,875	11,62	571	0,0006149	0,007096	1/2–1 cm lange Endtriebe, diesjährig.
143	„ „ . . .	4. 4. 1913	1 „	5	0,7100	120	13—12,9	12,05	10,6	569	0,0007082	0,004987	Ganze Pflanzen.
246	*Polysiphonia urceolata* .	11. 5. 1913	1 „	4	0,3460	140	8,5—9,5	11,6	10,3	553,5	0,0007423	0,008582	Desgl. Bilden Tetrasporen.
257	„ „ .	12. 5. 1913	2 Tage	—	0,2560	120	9,4—10	11,575	10,75	557,5	—	0,008652	Desgl.
275	„ „ .	13. 5. 1913	4 Std.	4,5	0,3231	120	11,8—12,2	10,85	8,0	567,5	0,001731	0,02410	Ganze Pflanzen.
283	„ „ .	14. 5. 1913	1 Tag	4,6	0,2850	209	9,6—12	11,7	7,9	553,5	0,001264	0,02041	Desgl.
171	„ „ .	9. 4. 1913	1 „	5	0,3305	120	11,5—11	12,14	9,3	530	0,001265	0,01914	Desgl.
183	„ „ .	9. 4. 1913	1 „	5	0,3869	120	11,8—12,2	12,25	8,4	553,5	0,001738	0,02246	Desgl.
116	*Porphyra leucosticta* . .	3. 4. 1913	1 „	10	1,4324	120	12,4—13	11,93	3,2	564	0,002113	0,01475	Desgl.
117	„ „ . .	3. 4. 1913	1 „	10	1,3218	120	12,4—13	11,93	4,0	537,5	0,001828	0,01383	Desgl.
129	„ „ . .	4. 4. 1913	2 Tage	5	0,5458	120	12—12,6	12,875	8,56	530	0,001963	0,01798	Desgl.
139	„ „ . .	4. 4. 1913	2 „	5	0,5807	120	13—12,9	12,05	7,5	524	0,002046	0,01764	Desgl.
158	„ „ . .	5. 4. 1913	3 „	5	0,5368	120	11,4—12	11,95	8,2	524	0,001680	0,01565	Desgl.
161	„ „ . .	7. 4. 1913	5 „	5	—	120	10,6—11,1	12,3	9,79	567,5	0,001221	—	Desgl.
172	„ „ . .	9. 4. 1913	1 Tag	5	0,6214	120	11,5—11	12,14	8,91	550,5	0,001495	0,01203	Ganze Pflanzen, 20 junge Exemplare.
173	„ „ . .	9. 4. 1913	7 Tage	5	0,6484	120	11,5—11	12,14	8,25	557,5	0,001758	0,01356	Eine große Pflanze.
190	„ „ . .	10. 4. 1913	2 „	5	0,6240	120	10,2—11,4	13,3	9,3	524	0,001702	0,01370	Mehrere mittelgroße Pflanzen.
250	„ „ . .	11. 5. 1913	1 Tag	5	0,5285	140	8,5—9,5	11,6	9,55	553,5	0,0009367	0,009945	Ganze Pflanzen. Etwa 1/20 der Fläche durch Diatomeen verunreinigt.
248	*Punctaria*	11. 5. 1913	2 Tage	5,7	0,7354	140	8,5—9,5	11,6	9,0	567,5	0,001069	0,008264	Ganze Pflanzen. Durch Brandung schwach verletzt.

Versuch-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Trockengewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Frischgewicht	O_2 veratmet in 1 Min. von 1 g Trockengewicht	
259	*Punctaria*	12. 5. 1913	3 Tage	—	0,3031	120	9,4—10,0	11,575	10,0	550,5	—	0,01378	Ganze Pflanzen. Durch Brandung schwach verletzt.
260	„	12. 5. 1913	3 „	—	0,2560	120	9,4—10,0	11,575	10,2	567,5	—	0,01468	Desgl.
132	*Rhodomela subfusca* . .	4. 4. 1913	1 Tag	5	0,3696	121	12—12,6	12,875	8,9	569	0,001941	0,02626	Basis der Pflanzen nicht mitverwendet.
133	„ „ . .	4. 4. 1913	1 „	5	0,3997	120	13,0—12,9	12,05	7,3	537	0,002189	0,02739	
174	*Scytosiphon lomentarius* .	9. 4. 1913	1 „	5	0,2380	120	11,5—11	12,14	9,53	547	0,001200	0,02521	Ganze Pflanzen von 5—10 cm Länge, noch ohne „Knoten" und fast ohne Luftblasen. Nicht ganz frei von Diatomeen.
193	„ „ .	10. 4. 1913	2 Tage	5	0,1864	120	10,2—11,4	13,30	9,30	547	0,001826	0,04900	Desgl. Stand vor Versuch 24'' Stunden, dadurch aller O_2 aus den Blasen veratmet.
145	*Ulothrix flacca*	4. 4. 1913	1 Tag	5	0,6049	120	13—12,9	12,05	6,275	567,5	0,002813	0,02325	Ganze Pflanzen.
146	„ „	4. 4. 1913	1 „	2,8	0,3059	121	13—12,9	12,05	8,08	547	0,003328	0,03046	Desgl.
130	*Ulva Lactuca*	4. 4. 1913	1 „	5	0,6894	120	12—12,6	12,875	5,2	550,5	0,003627	0,02630	Desgl.
140	„ „	4. 4. 1913	1 „	5	0,7213	120	13—12,9	12,05	4,65	553,5	0,003515	0,02436	Desgl.
170	*Urospora penicillioides* .	9. 4. 1913	1 „	5	0,4936	120	11,5—11	12,14	6,75	553,5	0,002508	0,02540	Desgl.
182	„ „ .	9. 4. 1913	1 „	5	0,5119	120	11,8—12,2	12,25	6,27	571	0,002870	0,02803	

Anhang II.

Protokolle der Versuche über die Wirkung der Temperatur auf Assimilation und Atmung.

Versuchs-Nr.	Alge	Datum	Frischgewicht g	Versuchszeit Min.	Licht	Temperatur vor Versuch	Temperatur während Versuchs	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 Austausch
567	*Cladophora X* aus Süßwasser	14. 7. 1914	1,4	56	Auerlampe	22,75	22,75 — 22,25	4,3	5,2	632	+ 0,003986
568	Exemplar von 567 .	14. 7. 1914	1,4	82	,,	22,25	+ 3	7,33	8,20	632	+ 0,002693
569	Desgl.	14. 7. 1914	1,4	105	dunkel	+ 3	22,5—23,0	11,2	7,975	462	— 0,006777
570	Desgl.	14. 7. 1914	1,4	116	,,	23	+ 2 bis + 4	13,175	12,525	483	— 0,001683
572	*Cladophora Y* aus Süßwasser	17. 7. 1914	2,1	144	Auerlampe	16	19,5—17	0,7	1,05	632	+ 0,0007810
573	Exemplar von 572 .	17. 7. 1914	2,1	173	,,	17	+ 3 bis + 2	1,85	2,075	632	+ 0,0005132
574	Desgl.	17. 7. 1914	2,1	85	dunkel	+ 2	+ 2,5 bis + 4	13,025	12,65	483	— 0,005574
575	Desgl.	17. 7. 1914	2,1	85	,,	+ 4	20,5—20,5	10,35	9,05	462	— 0,01848
580	*Cladophora Y* . . .	20. 7. 1914	1,3	136	,,	18	20,25—20,5	10,825	7,300	462	— 0,005110
581	Exemplar von 580 .	20. 7. 1914	1,3	97	Auerlampe	20,5	21,5—23,5	9,250	9,95	680	+ 0,002187
583	Desgl.	20. 7. 1914	1,3	81	dunkel	23,5	+ 2 bis + 2	13,375	12,910	680	— 0,001685
584	Desgl.	20. 7. 1914	1,3	58	Auerlampe	+ 2	+ 3,5 bis + 2,5	8,25	8,950	680	— 0,003469

Versuchs-Nr.	Alge	Datum	Frischgewicht g	Versuchszeit Min.	Licht	Temperatur vor Versuch	Temperatur während Versuchs	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 Austausch
600	*Fucus serratus* (vegetative Thallusenden)	29. 7. 1914	12,7	137	dunkel	16	15,25—16,0	9,7	6,0	530	— 0,0006227
601	Exemplare von 600 .	29. 7. 1914	12,7	96	,,	16	+ 6 bis + 2,5	10,1	7,825	530	— 0,0005127
602	Desgl.	29. 7. 1914	12,7	117	,,	+ 2,5	16,5—16,5	9,625	6,4	530	— 0,0006030
603	*Fucus serratus* . .	30. 7. 1914	etwa 10	176	100 Kerzen in 65 cm Abstand	17	17,0—17,5	4,9	5,0	725	+ 0,0002125
604	Exemplare von 603 .	30. 7. 1914	etwa 10	137	,,	17,5	zwischen 0 und + 4	7,75	9,3	725	+ 0,004232
605	Material wie 603, aber andere Exemplare .	30. 7. 1914	21	104	dunkel	17	16,5—17,0	9,6	5,225	530	— 0,0005479
606	Exemplare von 605 .	30. 7. 1914	21	131	,,	17	— 1 bis — 3	11,825	9,5	530	— 0,0002311
607	,, ,, 605 .	30. 7. 1914	21	80	,,	— 3	16,5—16,5	9,6	6,0	530	— 0,0005860

Anhang III.

Protokolle der Versuche über die Wirkung der Besonnung auf die Atmung.

Versuchs-Nr.	Alge	Datum	Vorgewärmt	Frischgewicht g	Versuchszeit Min.	Temperatur	O_2 vor Versuch	O_2 nach Versuch	Versuchsgefäß	O_2 veratmet in 1 Minute von 1 g Frischgewicht	Beleuchtung vor Versuch
167	*Enteromorpha compressa* .	9. 4. 1913	1 Tag	5	120	11,5—11	12,14	9,41	553,5	0,001270	durch Mattscheiben geschwächtes Oberlicht
179	Desgl.	9. 4. 1913	1 „	5	120	11,8—12,2	12,25	9,31	567,5	0,001402	
290	Desgl.	15. 5. 1913	1 „	5	120	12,2—12,5	11,075	8,8	553,5	0,001213	
291	Desgl.	15. 5. 1913	1 „	4,4	120	12,2—12,5	11,075	8,85	550,5	0,001341	
101	Desgl.	1. 4. 1913	1 „	10	120	13,4—13,4	11,1	1,3	547	0,002342	Sonne
102	Desgl.	1. 4. 1913	1 „	10	90	13,4—13,4	11,1	1,95	535,5	0,002949	
103	Desgl.	1. 4. 1913	1 „	10	120	13,4—13,4	11,1	1,45	571	0,002406	
104	Desgl.	1. 4. 1913	1 „	10	120	13,4—13,4	11,1	1,425	569	0,002403	

Anhang IV.

Tabelle der Titerwerte $^{n}/_{100}$ $Na_2S_2O_3$.

Versuchs-Nr.	Titerwert	
27— 38	78,2	bezogen auf 15 ccm KJO_3 $^{n}/_{20}$ (75 ccm $^{n}/_{100}$ $Na_2S_2O_3$ würden zur Neutralisation verbraucht werden)
39— 42	80,2	
43— 54	79,3	
55— 66	79,6	
67—100	79,9	
112—146	81,3	
147—158	81,6	
159—161	82,7	
162—189	83,0	
190—197	83,6	
211—218	84,6	
225—237	102,0	bezogen auf 10 ccm $K_2Cr_2O_7$ $^{n}/_{10}$ (100 ccm $^{n}/_{100}$ $Na_2S_2O_3$ würden zur Neutralisation verbraucht werden)
240—291	96,6	
558—587	101,6	
588—607	108,2	

Literatur.

Bonnier, G. et Mangin, L., Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. Ann. d. scienc. nat., 6. Sér., Bot. t. XIX, 1884, p. 249.

Engelmann, W., Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation der Pflanzenzellen. Bot. Zeitg., Bd. 42, 1884.

Garreau, De la respiration chez les plantes. Ann. d. scienc. nat., 3. Sér., Bot. t. 15, 1851, p. 17.

Henze, M., Untersuchungen an Seetieren. Abderhaldens Handbuch d. biochem. Arbeitsmethoden, Bd. 3, S. 1084, Berlin u. Wien 1910.

Iraklinow, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, 1912, S. 519.

Kniep, H., Über Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie, Bd. 7, 1914.

Kolkwitz, R., Beiträge zur Biologie der Florideen. Wiss. Meeresuntersuch., N. F., Bd. 4, 1900, Abt. Helgoland.

Kylin, H., (1) Einige Versuche über die Atmung der Meeresalgen. Archiv. f. Botanik, Vol. 11, 1911.

— — (2) Zur Physiologie der Meeresalgen. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 83, 1913.

Lovén, Hedwig, Några Rön om Algernas Andning Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, t. 17, Afd. III, 1891.

Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. II, Jena 1905.

Richter, A. v., Farbe und Assimilation. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 30, 1912.

Rosanoff, Observations sur les fonctions et les propriétés des pigments de divers algues. Extrait des mémoires d. la soc. imp. sc. nat. de Cherbourg, t. 17, 1868, p. 168.

Die Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus sterquilinus*.

Von

A. H. Reginald Buller.

Prof. d. Bot. an der Universität Manitoba.

Mit Tafel II u. III und 2 Textfiguren.

I. Vorbemerkungen.

Es ist bekannt, daß die Fruchtkörper der typischen Coprinusarten (z. B. *Coprinus comatus*, *C. picaceus*, *C. niveus*, *C. fimetarius*, *C. atramentarius*, *C. stercorarius*, *C. sterquilinus* usw.), wenn sie reifen, sich einem sogenannten Verflüssigungsprozeß unterziehen, die zu einer Zerstörung des Hutes führt, wobei oft schwarze tintenähnliche Tropfen gebildet werden. Die biologische Bedeutung der Verflüssigung blieb bis zur Veröffentlichung des ersten Bandes meiner „Researches on Fungi"[1] (1909) völlig dunkel. In diesem Werk, das meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. Wilhelm Pfeffer, gewidmet ist, habe ich die Art und Weise der Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus comatus* ausführlich beschrieben[2]). Ich zeigte, daß bei dieser Gattung, wie bei den Coprinen überhaupt, 1. die Sporen auf jeder Lamelle nacheinander von unten nach oben reifen, 2. daß die Sporen auf jeder Lamelle nacheinander von unten nach oben in die Luft hinaus geschleudert werden und 3. daß die Verflüssigung ein Selbstverdauungsprozeß ist, der auf jeder Lamelle von unten nach oben

1) A. H. R. Buller, Researches on Fungi. An Account of the Production, Liberation and Dispersion of the Spores of Hymenomycetes treated botanically and physically; also some Observation upon. the Discharge and Dispersion of the Spores of *Ascomycetes* and of *Pilobolus*. Longmans, Green and Comp. London 1909. p. 1—274, 5 Tafeln und 83 Figuren im Text.

2) l. c. Kap. XIX, p. 196—215.

fortschreitet und diejenigen Teile der Lamelle zerstört, die ihre Sporen schon abgeworfen haben und deren längeres Vorhandensein das Fallen der übrigen Sporen verhindern würde. So wurde klar, daß die Selbstverdauung bei der Befreiung der Sporen eine ganz bestimmte und sinnreiche Rolle spielt.

Seit 1909 habe ich meine Untersuchungen über die Organisation der Fruchtkörper des *Coprinus* fortgesetzt und Näheres über deren Bau und Tätigkeit ans Licht gebracht. 1910 veröffentlichte ich eine Arbeit über *Coprinus atramentarius*, worin ich die Aufgabe und das schließliche Los der großen Zystiden dieser Pilzart beschrieb[1]. Ich zeigte, daß die Vorrichtung zur Erzeugung und Befreiung der Sporen bei *Coprinus atramentarius* wesentlich die gleiche ist wie bei *Coprinus comatus*, daß die beiden Arten sich aber darin unterscheiden, wie die benachbarten Lamellen voneinander getrennt gehalten werden während des Reifens und Abwerfens der Sporen. Bei *Coprinus comatus* werden die Oberflächen der Lamellen dadurch auseinander gehalten, daß die Lamellenkanten so anschwellen, daß sie einen verdickten Rand bilden, während sie bei *Coprinus atramentarius* auseinander gehalten werden durch das Vorhandensein von zahlreichen Zystiden, die über die ganzen interlamellaren Räume verteilt sind und als Spreizen dienen. Bei *Coprinus atramentarius* sind die Lamellen ungewöhnlich breit, außerordentlich dünn, und daher gar nicht steif. Das Vorhandensein der Zystiden bei dieser Art ist durchaus notwendig, um die gegenseitige Berührung benachbarter Lamellen zu verhindern, und ist ein wesentlicher Faktor bei einer erfolgreichen Erzeugung und Befreiung der Sporen. Ich machte darauf aufmerksam, daß die Lamellen bei *Coprinus atramentarius* parallelseitig sind, und stellte fest, was mir das Wichtigste scheint, daß bei den *Coprinus*-Arten das Reifen und Freiwerden der Sporen von unten nach oben an jeder Lamelle und die von unten nach oben fortschreitende Selbstverdauung der sporenfreien Partien der Lamellen als besondere Anpassung an die erfolgreiche Sporenbefreiung von parallelseitigen Lamellen zu betrachten sind.

In einer weiteren Arbeit[2] (1911) zeigte ich, daß bei den

---

1) A. H. R. Buller, The Function and Fate of the Cystidia of *Coprinus atramentarius* together with some General Remarks on *Coprinus* Fruitbodies. Annals of Botany, Vol. XXIV, 1910, p. 613—629.

2) A. H. R. Buller, The Production and Liberation of Spores in the Genus *Coprinus*. Trans. of the British Mycological Soc., 1911, p. 348—350.

Coprinen — im Unterschied zu den meisten Agaricineen (*Psalliota campestris* usw.) — die Lamellen nicht auf den Reiz der Schwerkraft reagieren, d. h. ageotropisch sind, außerdem, daß die Basidien dimorph sind. Die Basidien im Hymenium der meisten *Coprinus*-Arten (z. B. *Coprinus comatus, C. atramentarius, C. stercorarius, C. ephemerus* usw.) sind zweierlei Art: lang und kurz. Die langen und kurzen Basidien sind untereinander und zwischen den Paraphysen verstreut und bilden so ein schönes Mosaik. Ich legte dar, daß der Dimorphismus einen engeren Zusammenschluß der Basidien erlaubt, als es bei monomorphen Basidien möglich wäre, und daß dadurch der hymeniale Raum für die Sporenerzeugung nutzbar gemacht wird. Die Bedeutung des merklichen Auswuchses an den langen Basidien wurde so zum ersten Male klar. Immerhin, meine Mitteilung war kurz und ohne Abbildungen.

Während der letzten 10 Jahre habe ich die Art der Erzeugung und Befreiung der Sporen bei ca. 30 *Coprinus*-Arten studiert und ca. 20 Arten in meinem Laboratorium kultiviert. Ich glaube jetzt, daß meine Ansichten für eine Deutung der Tatsachen bei der Einrichtung der Fruchtkörper von *Coprinus* zu ihrer Reife gelangt sind, und werde deshalb diese Gelegenheit benutzen, sie bei der Beschreibung von *Coprinus atramentarius* vorzutragen. Die Abbildungen stellen zunächst dar: 1. den Dimorphismus der Basidien, 2. die Tatsache, daß in der Zone der Sporenabstoßung die langen Basidien ihre Sporen vor den kurzen abstoßen; 3. falsch gefallene Sporen, die an den Rändern der Lamellen haften, und 4. den Flüssigkeitstropfen, der an der Basis jeder Spore ausgeschieden wird, wenige Sekunden bevor die Spore heftig in die Luft geschleudert wird.

II. Untersuchungen an *Coprinus sterquilinus.*

Coprinus sterquilinus ist eine der größten Arten und nahe verwandt der Spezies *comatus*, was sein Annulus, seine Schuppen und die Anatomie seiner Lamellen beweisen. Immerhin, im Unterschied zu dieser Art, welche zwischen Gras aufwächst, ist *Coprinus sterquilinus* koprophil; er wächst auf Pferdedung. In England habe ich bei Birmingham Exemplare mit Fruchtkörpern angetroffen auf Pferdedung, der auf einem Felde ausgestreut war; in Kew Gardens auf Pferdedung, der auf Blumenbeeten lag; und bei London auf Pferdedung, der von der Straße geholt und teilweise in den

Boden eines Gartens eingeführt war. Ebenso erhielt ich aus Wales mit Mycelium infizierten Pferdedung. In Canada habe ich im Freien den Pilz noch nicht gesehen, aber bei anderen Gelegenheiten schoß er in meinem Laboratorium plötzlich hervor auf Pferdedungballen, die von den Straßen von Winnipeg aufgelesen waren. Massee schreibt, daß man den Pilz in Britannien, Frankreich, Deutschland, Spanien, Portugal, Schweden und Belgien findet[1]). Möglicherweise fällt seine Verbreitung mit der der Pferde zusammen. Die Fruchtkörper sind groß, von auffallender Erscheinung und häufig; doch hat sich bis jetzt noch niemand die Aufgabe gestellt, ihre Einrichtung für die Erzeugung und Befreiung der Sporen zu schildern. Im folgenden will ich versuchen, diese Lücke unserer Kenntnis auszufüllen.

Coprinus sterquilinus ist ein typisches Beispiel für die den Coprinen eigentümliche Einrichtung, daß die Lamellen, während sie die Sporen abwerfen, einer Selbstverdauung anheimfallen. Der Pilz ist auch besonders für eine Detailuntersuchung geeignet dank der Leichtigkeit seiner Kultur, dank der ansehnlichen Größe der Basidien und Sporen. Bei meinen Exemplaren waren die Sporen 20—22 μ lang und 11—12 μ breit. Die Größe der Basidien und der anderen Lamellenelemente kann man aus den Maßstäben in Fig. 17 u. 18 auf Taf. III erkennen.

Ich habe *Coprinus sterquilinus* bei mehreren Gelegenheiten in Winnipeg erhalten, indem ich die Tatsache benutzte, daß die Sporen, ohne Schaden zu leiden, den Verdauungskanal der Pferde passieren können. Der Winter in Manitoba ist streng. Der Boden ist gewöhnlich von Mitte November bis Ende März mit Schnee bedeckt, und während dieser Zeit schwankt die Temperatur zwischen 0° und —40° C. Pferdedungballen, die im tiefen Winter auf den Schnee der Straßen entleert werden, frieren gewöhnlich in wenigen Minuten hart und bleiben in diesem Zustand, bis die Frühjahrsschmelze einsetzt. Außer der Unzahl von Bakterien enthalten die Pferdefäces immer auch die Sporen von einer Anzahl koprophiler Pilze. Diese Sporen sind mit dem Futter verschlungen worden und haben trotz ihres Durchgangs durch den Verdauungskanal ihre Lebensfähigkeit behalten. Wenn daher die Ballen auf den Straßen von Winnepeg gefrieren, so frieren die Sporen von ver-

1) G. Massee, A Revision of the genus *Coprinus*. Annals of Botany Vol. X. 1896. S. 139.

schiedenen koprophilen Pilzen, die darin eingeschlossen sind, mit ein. Wenn solche gefrorenen Ballen von den Straßen zu irgend einer Zeit im Winter aufgelesen und im Laboratorium in eine bedeckte Kristallisierschale gelegt wurden, so fand man, daß im Laufe von wenigen Wochen auf ihnen die Fruchtkörper einer oder mehrerer Arten von *Coprinus* wuchsen; die häufigsten waren: *C. ephemerus*, *C. radiatus*, *C. fimetarius*. Unter anderen Arten trat mehrfach *Coprinus sterquilinus* auf. Es ist immer möglich zu erkennen, ob auf einem Ballen, der einige Wochen lang aufbewahrt ist, ein Fruchtkörper zu sprossen beginnt oder nicht, denn dann erscheint immer zuerst eine weiße flockige Schicht von Mycelium außen an dem Ballen, indem sie ihn teilweise oder ganz bedeckt. Wenn ferner einzelne benachbarte Ballen infiziert sind, so breiten sich dicke weiße Myceliumstränge aus, welche die Mycelien der verschiedenen Ballen miteinander verbinden (vgl. Fig. 1 u. 2, Taf. II). Auf einem Ballen entsteht immer nur ein Fruchtkörper, und sehr oft saugt ein einzelner Fruchtkörper aus verschiedenen Ballen seine Nahrung. Das Vorhandensein der oberflächlichen Myceliumlage zusammen mit den verbindenden Myceliumsträngen hängt offenbar damit zusammen, daß der Pilz auch aus einem Substrat, das mehr oder weniger in kleine Portionen geteilt ist, große Fruchtkörper bilden kann. Um in einem einzelnen vegetativen Körper genügend Nahrung zur Bildung eines Fruchtkörpers von durchschnittlicher Größe zusammen zu bringen, ist eine Einrichtung getroffen, welche die vorhandenen Mycelien mehrerer Dungballen zu einem System vereinigt.

Eine Reinkultur von *Coprinus sterquilinus* herzustellen, ist eine leichte Sache, wenn man einmal einen Fruchtkörper hat. Ich ging gewöhnlich so vor: 12 oder 15 Pferdedungballen wurden in eine Kristallisierschale (18 cm breit und 6 cm hoch) gelegt, so daß sie den Boden bedeckten. Die mit einer Glasplatte bedeckte Schale wurde dann in einen Dampfsterilisator gesetzt und 45 Minuten lang in einer Temperatur von 100° gehalten. Ich nahm sie heraus und ließ abkühlen. Ich infizierte die Ballen, indem ich den Deckel hob und genau über jeden Dungballen einen Pilzhut, der eben Sporen entwickelte, einige Sekunden lang hielt. Gelegentlich schlug ich einen sichereren Weg ein, indem ich die Ballen mit den sporentragenden Lamellen bestrich. Noch eine andere Methode der Infektion wandte ich an: Der basale Teil des Stieles bleibt lebendig noch für einige Stunden, nachdem der übrige Teil des

Fruchtkörpers zugrunde gegangen ist. Ich fand nun, daß, wenn der basale Teil des Stieles in einzelne längliche Stücke zerteilt und jedes Stück zwischen zwei sterilisierte Dungballen gebracht wird, eine Infektion leicht durch die Hyphen zustande kommt. Noch bessere Resultate erlangt man, wenn man junge Stiele nimmt[1]). Die Stielmethode der Infektion hat den Vorteil vor der Sporenmethode, daß bei ihrer Anwendung die Zeit zwischen Infektion und Bildung von neuen Fruchtkörpern um 7—14 Tage verkürzt wird. Bei der Sporenmethode verstreichen 6 oder 7 Wochen, bis der erste Fruchtkörper gebildet wird, aber mit der Stielmethode nur 4—5 Wochen.

Der junge Fruchtkörper beginnt seine Entfaltung auf einer oder mehreren von den weißen Mycelsträngen, die, wie schon erwähnt, außen an den Dungballen erscheinen. Zuerst ist er nur ein kugeliger Hyphenknäuel, wenn er aber größer wird, nimmt er die Form eines Kornes an. Der obere Teil des Kornes wird gelblich und zeichnet sich durch eine leichte Einschnürung von dem unteren Teil ab, der bald anschwillt. Der obere Teil wird bald konisch und bildet den Hut, während der untere eine kugelige Gestalt annimmt und zu der geschwollenen Basis des Stieles wird (Fig. 1, Taf. II). Ungefähr eine Woche später hat der Hut seine Entwicklung begonnen, der Stiel verlängert sich rasch, der Hut breitet sich aus, und die Sporen werden in die Luft abgestoßen (Fig. 2—8, Taf. II).

Die Spitze des Hutes hat im jüngsten Stadium ein graugelbes Aussehen, wenn der Hut aber an Größe zunimmt, beschränkt sich diese Färbung auf die Scheibe, wo sie erhalten bleibt, bis der Fruchtkörper zusammenbricht. Bevor der Stiel sich zu verlängern beginnt, sind die Seiten des Hutes glänzend weiß, wenn sie auch in feine Schuppen gespalten sind. Die allgemeine weiße Farbe des Hutes beginnt sich zu verändern, sobald der Stiel eine Länge von ca. 8 cm erreicht hat. Das schneeweiße Aussehen wird zu einem Silbergrau, dieses dann zu einem Blaurot. Das Rotwerden des Hutes breitet sich aus auf die oberen freien Teile des Stieles und wird herbeigeführt durch einen roten Zellsaft, der sich in den betroffenen Teilen entwickelt. Der rote Zellsaft wurde in all

---

1) Die Stielmethode zur Herstellung reiner Kulturen wurde ausgearbeitet durch B. M. Duggar. Siehe: The Principles of Mushroom growing and Mushroom spawn making. U. S. Dep. of Agricult. Bureau of Plant Industry, Bull. no 85. 1905.

den Zellen der Lamellen beobachtet, welche Basidien und Paraphysen einschließen. Seine Bildung geht einer Entwicklung von schwarzem Pigment in den Wänden der Sporen voraus. Einer ähnlichen Bildung von rotem Zellsaft begegnet man bei *Coprinus comatus*. Bei dieser Art werden die Lamellen, wie man leicht beobachten kann, von unten nach oben rötlich und nachher, wenn die Sporen zu reifen beginnen, werden sie schwarz von unten nach oben. Die physiologische Bedeutung des roten Zellsaftes bleibt ein Problem einer späteren Untersuchung. Wenn der Stiel eine Länge von ca. 10 cm erreicht hat, werden — bei feuchten Bedingungen — oft einzelne Tropfen des roten Zellsaftes von den Rändern des Hutes abgeschieden. Verlängert sich der Stiel weiter, so wird der Hut dumpfrot und endlich schwarz. Der Farbenwechsel ist vor allem darauf zurückzuführen, daß in den Wänden der Sporen ein schwarzes Pigment sich entwickelt: er rührt aber teilweise davon her, daß der rote Zellsaft allmählich in eine dumpfbraune Farbe übergeht. In dem Stadium, das auf Fig. 5—8, Taf. II zu sehen ist, hat der Hut eine so dunkle Farbe, daß man ihn als schwarz bezeichnen kann.

Der konisch-zylindrische Hut wird bei seiner Entfaltung zuerst glockenförmig (Fig. 4, Taf. II), dann schirmförmig (Fig. 5 u. 6) und dann fast eben. Schließlich biegt sich sein Rand zurück (Fig. 7 u. 8). Die Scheibe bleibt gewöhnlich bis zum Schlusse etwas nabelförmig. Wenn man den entfalteten Hut von oben betrachtet, so ist er schwarz, außer der braungelben Scheibe und den Schuppen, die gewöhnlich weiß, manchmal auch rötlich sind. Die Größenverhältnisse des reifen Hutes eines gutgewachsenen Fruchtkörpers mag man aus den Abbildungen auf Tafel II entnehmen.

Wenn der Hut glockenförmig wird, erscheinen unterhalb der Schuppen längliche Streifen. Diese Streifen rühren davon her, daß sich die Lamellen nach unten zu zu spalten beginnen. Öffnet sich der Hut weiter, so werden aus den Streifen Furchen, die 1—2 mm tief und ebenso breit werden können, an der Peripherie des Hutes. Die unvollständige Spaltung der Lamellen an ihrer Ansatzstelle — siehe den Vertikalschnitt auf Fig. 15, Taf. II — erlaubt dem Hut eine sehr rasche Entfaltung ohne eine entsprechende Zunahme des Hutfleisches. Gelegentlich teilen sich, wenn der Hut sich ausbreitet, einige Lamellen vollständig in zwei Hälften. Der Hut wird dann in ein Halbdutzend oder mehr Strahlen zerschlitzt.

Hutfleisch ist praktisch nicht vorhanden, ausgenommen an der Scheibe, wo sein Vorhandensein für eine Vorrichtung notwendig ist, die das Gewicht der Lamellen hält, während der Hut sich ausbreitet (vgl. Fig. 3—8, Taf. II).

Die Lamellen sind 3—6 mm breit und 2,5—5 cm lang. Sie sind anfangs ganz weiß, dann rötlich, da sich in jeder Zelle der schon erwähnte Zellsaft bildet, und schließlich rotschwarz infolge der Bildung eines sehr dunkelbraunen Pigments in den Sporen. Der Farbenwechsel findet an jeder Lamelle von unten nach oben statt (vgl. Fig. 3, Taf. II). Die Form der Lamellen im Querschnitt zeigt Fig. 9, Taf. II. Die beiden Seiten einer Lamelle sind nicht ganz parallel, sondern leicht konvergent, vom Fleisch zum freien Rand gerechnet; aber anstatt am freien Rand scharf zu enden, wie bei *Psalliota campestris, Marasmius oreades* usw., geht jede Lamelle in einen verdickten Rand über (Fig. 9 u. 10, Taf. II). Die verdickten Ränder der Lamellenkanten berühren einander, bevor der Hut sich öffnet und solange die Entwicklung der Sterigmata und der Sporen andauert (Fig. 11, Taf. II).

Nahezu parallelseitige Lamellen mit verdickten Rändern kommen ebenso bei *Coprinus comatus* vor[1]). Hier, wie bei den eben behandelten Arten, hat die Gestalt der Lamellen die Bedeutung, Raum zu schaffen für die Entwicklung der Basidien an den gegenüberliegenden hymenialen Oberflächen benachbarter Lamellen. Gegenüberliegende sporentragende Basidien dürfen nicht miteinander in Berührung kommen, oder es wäre eine gegenseitige Vermischung die Folge. die während der Bildung der Sporen schädlich sein würde. Nun sind bei diesen beiden Arten keine Zystiden an der Seite der Lamellen vorhanden. Bei *Coprinus atramentarius*, zeigte ich, wirken die Zystiden, die zwischen benachbarten Lamellen die interlamellaren Räumen durchkreuzen, als Schutzpfosten und halten so die Oberflächen benachbarter Lamellen, die sehr dünn und mechanisch schwach sind, in einer für die freie Entfaltung der Basidien notwendigen Enfernung voneinander[2]). Wenn keine Zystiden vorhanden sind, so müssen die interlamellaren Räume auf eine andere Weise erhalten bleiben. Dies ist erreicht bei *Coprinus comatus* und bei *C. sterquilinus* erstens durch die leichte Ausbreitung des Hutes, so daß die Lamellen, da wo sie mit dem

---

1) A. H. R. Buller, Researches on Fungi loc. cit. Taf. I, Fig. 5.

2) A. a. O. in den Vorbemerkungen.

Hutfleisch verbunden sind, in angemessener Entfernung voneinander stehen, und zweitens durch die Bildung von verdickten Rändern, dort wo die Lamellen in der Nähe des Stieles zusammenkommen (Fig. 9 u. 11, Taf. II). Ferner sind die Lamellen etwas dicker und entsprechend steifer, als bei *Coprinus atramentarius* u. a., wo die Zystiden als raumschaffende Organe wirken. So werden dadurch, daß die Lamellen voneinander getrennt werden — einmal am Fleisch des Hutes, und dann am Stiel — und daß die Lamellen genügend steif sind, um Versackungen in den mittleren Teilen zu verhindern, die für die freie Entwicklung der Basidien notwendigen Räume erhalten.

Der Stiel wächst sehr schnell in die Länge, einige Stunden bevor die Sporen ausgeworfen werden. Er geht von dem Zustand auf Fig. 2, Taf. II über in den auf Fig. 3, Taf. II im Laufe eines einzigen Abends. Als größtes Maß seines Wachstums wurde beobachtet 1 cm pro Stunde.

Der völlig ausgestreckte Stiel ist 9—15 cm lang. Er ist an der Basis verdickt, in seinem unteren Teil ist er ungefähr 0,5—1 cm dick und verjüngt sich etwas nach oben (Fig. 2 u. 3, Taf. II). Zuerst ist er weiß, wird aber in seiner oberen Hälfte während der Verlängerung rötlich und endlich schwärzlich. Das Schwarzwerden des oberen Teiles ist eine normale Erscheinung und nicht auf einen Zufall zurückzuführen. Ich hebe das hervor, weil Massee[1]) irrtümlich behauptet hat, daß der Stiel schwarz wird, wenn er zerquetscht wird. Ich habe mehrmals versucht, den Pilz durch Quetschung zur Schwärzung zu bringen, habe es aber niemals erreicht. Der Schaft des Stieles ist, wie bei allen anderen *Coprinus*-Arten, hohl (Fig. 3, Taf. II) und zerbrechlich. Er hat, scheint es, seine Substanz zum äußersten Minimum reduziert, das gerade noch für seine stützende Aufgabe ausreicht. Die verdickte Basis des Stieles ist solid, weiß und einschließlich die losen Hyphen, die ihn bedecken, hat er oft einen Durchmesser von 1,3 cm, wenn auch die mehr solide Partie nur 0,8—1,0 cm dick ist. Die Basis kann oben enden in einer ausgewachsenen Hülle oder Scheide, in welchem Falle kein freier Ring gebildet wird (Fig. 2, Taf. II); gewöhnlich wird von der Basis des Hutes ein Ring am Stiel gebildet in einer Höhe von 1—2 Drittel der Gesamtlänge (Fig. 3, Taf. II). Ich glaube, daß äußere Bedingungen der Kultur es be-

---

1) G. Massee, A Revision of the genus *Coprinus* a. a. O. S. 139.

stimmen, ob ein Ring oder eine Scheide gebildet werden soll. Es kann sein, daß sehr feuchte Bedingungen der Bildung eines Ringes günstig sind und ziemlich trockene der Bildung einer freien Scheide; doch bedarf diese Annahme noch genauer Prüfung.

Die Struktur des Hymeniums bei einer völlig entwickelten Lamelle gerade vor der Sporenentladung ist dargestellt in der Zone *a* der Fig. 17 u. 18, Taf. II. Die Elemente, aus denen das Hymenium zusammengesetzt ist, sind Basidien und Paraphysen. Zystiden sind an den Seiten der Lamellen nicht vorhanden. Die Basidien sind dimorph: wir können sie in zwei Gruppen teilen: lange und kurze. Bei der Entfaltung irgend eines kleines Bezirks des Hymeniums entwickeln sich die langen Basidien ein wenig schneller als die kurzen[1]). Die Zahl der kurzen Basidien ist der der langen annähernd gleich: doch herrschen die ersteren ein wenig vor.

Die Zone *a* der Fig. 17 wurde aus Camera-lucida-Zeichnungen konstruiert, die denen auf Fig. 12 u. 13, Taf. II ähneln, wenn sie auch vergrößert sind. Fig. 12 stellt genau die Stellung der Sporen der langen und kurzen Basidien dar, entsprechend einem kleinen Bezirk des Hymeniums, während Fig. 13 die Anordnung der Basidien und Paraphysen gibt. In Fig. 13 sind die langen Basidien schattiert worden, die kurzen blieben unschattiert. Es ist wegen der optischen Schwierigkeiten unmöglich, eine Camera-lucida-Zeichnung zu machen, welche die Sporen zugleich mit den Umrissen der Basidien und Paraphysen einschließt. Bei der Konstruktion der Zone *a* in Fig. 17 wurde deshalb zuerst eine Zeichnung wie in Fig. 13 gemacht und dann die Sporen oben an den Sterigmaten eingezeichnet.

In der Zone *a* der Fig. 18 kann man leicht die langen Basidien (*l*) von den kurzen (*s*) unterscheiden. Die kurzen Basidien ragen nicht über die Paraphysen hervor, während die langen sich ca. 28 μ hinaus in die Luft fortsetzen. In der Zone *a* von Fig. 17 sind die Körper und Sporen der langen Basidien tiefer schattiert als die der kurzen. Ich bemerke, daß die Sporen hier wie in Fig. 12 oft zum Teil vertikal stehen über den Sporen der kurzen; aber der Vorsprung an den langen Basidien ist so beschaffen, wie

---

1) Ich werde die Bedeutung dieser für das Verständnis der Entwicklung der Coprinen interessanten Tatsache in dem nächsten Band meiner „Researches on Fungi“ darstellen.

man in Fig. 18 sehen kann, daß die ersteren nicht die letzteren berühren können. Wenn man die Zone *a* betrachtet — auf Fig. 17 wie 18 — bei deren Zeichnung ich den höchsten Grad der Genauigkeit zu erreichen suchte, so ist es augenscheinlich daß, wenn die Basidien monomorph anstatt dimorph wären, entweder ihre Zahl verringert werden müßte oder daß ein ernstliches Aneinanderstoßen stattfinden würde. Dadurch, daß es zweierlei Art von Basidien gibt, kurze und lange, kann eine größere Anzahl von Basidien auf einen kleinen Bereich des Hymeniums zusammengedrängt werden, als es möglich wäre, wenn sie dieselbe Länge hätten. Wir können also annehmen, daß der Dimorphismus der Basidien eine für die Sporenbildung ökonomische Einrichtung ist und den Fruchtkörper als Ganzen leistungsfähiger macht.

In einem Querschnitt durch eine Lamelle, wie er in Fig. 18, Taf. III gegeben ist, fallen die langen Basidien durch ihre Vorsprünge auf. Frühere Beobachter, wie Patouillard[1]), Brefeld[2]) und Massee[3]), haben die kurzen Basidien übersehen. Als ich *Coprinus comatus* und *C. atramentarius* studierte, habe auch ich unglücklicherweise die kurzen Basidien übersehen und nur lange für das Hymenium dieser Arten gezeichnet[4]). Die Zeichnungen auf Taf. II u. III dieser Arbeit berichtigen bis zu einem gewissen Grade diesen Fehler. Ich werde auch neue Zeichnungen für das Hymenium der oben genannten zwei Arten veröffentlichen in dem zweiten Bande meiner "Researches on Fungi", der zum Druck vorbereitet wird.

Paraphysen sind überall im Hymenium der *Coprinus*-Arten vorhanden. Sie sind groß, verschmolzen und bilden ein zusammenhängendes System. Sie trennen benachbarte Basidien voneinander. Ihr Vorhandensein im Hymenium von *Coprinus sterquilinus* zeigen deutlich Fig. 13, Taf. II und Fig. 17 u. 18, Taf. III. Die Notwendigkeit ihres Vorhandenseins erkennt man vielleicht leichter, wenn man für einen Augenblick sich vorstellt, daß alle Paraphysen weggenommen würden und alle Basidien in Berührung miteinander kämen. Ein allgemeines Durcheinander wäre das Resultat. Die

---

1) N. Patouillard, Tabulae analyticae fungorum, Ser. 1, 1883—86; siehe die Figuren für *Coprinus Patouillardii* usw.

2) O. Brefeld, Untersuchungen, Heft III, 1887, Tafeln für *Coprinus stercorarius*.

3) G. Massee, A Revision of the Genus *Coprinus*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, Pl. XI, fig. 25.

4) A. H. R. Buller, Researches on Fungi, für *Coprinus comatus*, Pl. III, fig. 14—16; Ann. of Bot. XXIX, 1910, Pl. 50—51 für *C. atramentarius*.

Paraphysen wirken als notwendige Elemente in dem Hymenium einer jeden *Coprinus*-Art, indem sie als raumschaffende Organe gebraucht werden. Sie verhindern die Berührung benachbarter Basidien und ermöglichen so eine freie Entwicklung und Befreiung der Sporen. Wenn, meiner Meinung nach, die Paraphysen eine raumschaffende Wirkung haben, so erfüllen sie doch eben so gut andere Funktionen. Sie stützen die Basidien und halten sie in einer zum Hymenium senkrechten Stellung. Sie versorgen wahrscheinlich die Basidien auch mit Wasser und vielleicht mit anderen Substanzen. Wie oben bemerkt, bilden die Paraphysen ein zusammenhängendes System. Sie verstärken die Festigkeit der Lamellen im Ganzen. Während der Entfaltung des Hymeniums erreichen die Basidien ihren maximalen Durchmesser in einem frühen Stadium. Die Paraphysen sind zuerst schmal und werden weiterhin immer breiter. Sie können als die elastischen Elemente des Hymeniums angesehen werden. Durch Ausbreitung passen sie sich den Ansprüchen des Hymeniums bei Öffnung des Hutes an.

Die Basidien, die zuerst Sporen bilden, finden sich immer an den untersten Teilen der Lamellen. Eine hymeniale Entwicklungswelle rückt langsam vor, aufwärts an jeder Lamelle von der Basis bis hinauf. Die Sporen werden, während sie reifen, schwarz dadurch, daß sich in ihren Wänden ein ganz schwarzbraunes Pigment bildet. Deshalb werden die Lamellen zuerst an der Basis schwarz und die Schwärzung schreitet von unten nach oben an jeder Lamelle fort (vgl. Fig. 3, Taf. II).

Wenn der Hut sich soweit ausgebreitet hat, wie Fig. 4, Taf. II zeigt, beginnt der Prozeß der Sporenabstoßung. Die ersten Sporen, die abgestoßen werden, sind die, welche an einer schmalen Zone sich befinden, die sich beiderseits längs der untersten Kante jeder Lamelle erstreckt (*s* auf Fig. 5, Taf. II). Diese Zone der Sporenentladung bewegt sich aufwärts an jeder Lamelle fortschreitend von der Basis bis hinauf. Bei großen Fruchtkörpern fand man für die Zeit dieses Fortschreitens 8 bis 12 Stunden unter den Bedingungen des Laboratoriums. Gerade bevor die Sporen abgestoßen werden, unterliegt der verdickte Rand der Lamellenkante unter der Zone der Sporenbildung einer Selbstverdauung: er wird flüssig und verschwindet. Er kann deshalb nicht den freien Austritt der ersten zu entladenden Sporen behindern. Sobald eine schmale Zone (ca. 0,1 mm) längs der Basis jeder Lamelle dadurch sporenfrei geworden ist, daß die Sporen von den Basidien weggeschleudert wurden, so setzt

sich der Prozeß der Selbstverdauung, der, wie wir oben sahen, den Rand der Lamelle zerstört hat, nach oben hin fort. Die unteren Zellen, aus denen sich die Lamellen in den sporenfreien Zonen zusammensetzen, fallen zusammen und werden flüssig. Ich habe den Zerstörungsprozeß, der den Mykologen als Verflüssigung bekannt ist, Selbstverdauung[1]) genannt; denn man hat einigen Grund aus Analogie zu schließen, daß die Lamellengewebe durch Enzyme zerstört werden, welche aus dem Zellsaft der absterbenden Lamellen frei werden. Diese Annahme ist gestützt worden durch die Arbeit von Weir[2]), welcher gezeigt hat, daß der Hut einer *Coprinus*-Art ein Enzym enthält, welches geeignet ist, die Wände bestimmter Hyphen zu zerstören. Die Zone der Selbstverdauung, die in der oben beschriebenen Weise beginnt, steigt stufenweise an jeder Lamelle empor, die so von unten nach oben zerstört wird. Die Zone der Selbstverdauung folgt hart hinter der Zone der Sporenabstoßung, geht aber nie in sie hinein. Sie befällt nur die Zone, die frei von Sporen geworden ist.

Nachdem die Selbstverdauung begonnen hat, kann man auf der Oberfläche jeder Lamelle — parallel der Kante und 1/2 mm nach innen — fünf aufeinanderfolgende Zonen unterscheiden. Die Zonen, die auf Fig. 17 u. 18, Taf. III abgebildet sind, sind folgende: a) eine Zone von Basidien mit reifen Sporen, die sich aufwärts bis zur oberen Kante jeder Lamelle erstreckt, und die daher mehrere Millimeter hoch sein kann; b) eine Zone der Sporenabstoßung, zusammengesetzt aus zwei Unterzonen; c) eine Zone sporenfreier Oberfläche, von der die Sporen eben entfernt sind; d) eine Zone der Selbstverdauung und e) ein dunkler, klebrig-flüssiger Streifen, der die Produkte der Selbstverdauung und eine Anzahl von Sporen enthält, die nicht auf die normale Art ausgestoßen wurden. Diese 5 Zonen behalten ihre relativen Abstände unverändert bei. Sie bewegen sich allmählich aufwärts, so daß sie im Laufe von 8 bis 12 Stunden die ganze Länge jeder Lamelle zurücklegen.

Das Kürzerwerden der Lamellen infolge der Selbstverdauung ist abgebildet auf Taf. II durch die Fig. 5—8. In Fig. 5, Taf. II ist ungefähr 1/3 jeder Lamelle zerstört worden. Die Zone der

---

1) A. H. R. Buller, Researches on Fungi, a. a. O., S. 200, ebenso The Function and Fate of the Cystidia of *Coprinus atramentarius*. A. a. O., S. 619.

2) J. R. Weir, Untersuchungen über die Gattung *Coprinus*. Flora, Bd. 103, 1911, S. 271.

Sporenabstoßung befindet sich gerade über der Lamellenkante, sie ist mit *a* bezeichnet. Gebrochene Linien zeigen die Form und die Stellung der Lamellen gerade nach dem Beginn der Sporenabstoßung an. Die ersten Sporen, die frei werden, befinden sich gerade über der Lamellenkante bei *s*. In Fig. 6, Taf. II ist ungefähr die Hälfte jeder Lamelle verschwunden, in Fig. 7, Taf. II ca. $^3/_4$ und in Fig. 8, Taf. II fast die ganze Lamelle. In den letzten drei Figuren ist diagrammatisch dargestellt worden, wie die Sporen von der Lamellenkante herabfallen und von einem leichten Wind weggetragen werden.

Auf Fig. 15, Taf. II ist ein Vertikalschnitt durch drei Lamellen — in der Richtung *o—p* auf Fig. 6, Taf. II — zu sehen, während Fig. 16, Taf. II ein kleines Stück einer Lamelle in Flächenansicht darstellt. In beiden Figuren ist die Vergrößerung 15fach. Die Pfeile zeigen die Richtung an, in der sich die Sporen bewegen, wenn sie von der Zone der Sporenabstoßung in ruhige Luft geschleudert werden.

Die 5 Zonen, welche in der Nähe der Lamellenkante, die von Sporen frei wurde, unterschieden werden können, und welche auf Fig. 17 u. 18, Taf. III abgebildet sind, sollen nun genauer beschrieben werden.

a) Die Zone der Basidien mit reifen Sporen. Sie ist schon genügend beschrieben worden. Sie besteht aus langen und kurzen Basidien und aus Paraphysen, und bildet mit deren Anordnung ein schönes und raumsparendes Mosaik.

b) Die Zone der Sporenabstoßung. Sie ist ca. 12 mm breit und besteht aus 2 Unterzonen: b_1, eine obere Zone der Sporenabstoßung für die langen Basidien und b_2 eine untere für die kurzen Basidien. Als ich die lebende Lamelle, welche Sporen abwarf, in eine geschlossene Glaskammer aufhing und dann sorgfältig mit einem Horizontalmikroskop beobachtete, fand ich, daß in jeder schmalen Zone — parallel zu der Lamellenkante (Zone b_1 b_1 in Fig. 17, Taf. III) — die langen Basidien ihre Sporen zuerst abstoßen und erst, wenn alle Sporen der langen Basidien verschwunden sind, die kurzen Basidien die ihren abstoßen. Das ist eine schöne Verfeinerung in der Einrichtung des Hymeniums. Da die Sporen der langen Basidien oft teilweise senkrecht über den Sporen der kurzen stehen, ist es klar, daß, wenn es keine solche Ordnung der Sporenabstoßung gäbe, wie ich sie oben beschrieben habe, die Sporen der langen Basidien, wenn sie abgestoßen werden, oft gegen die Sporen der kurzen schlagen würden. Da die Sporen

klebrig sind, würde das zu einem ansehnlichen Verlust von Fortpflanzungszellen führen. Aber dieser Nachteil ist beseitigt dadurch, daß die langen Basidien jeder Zone ihre Sporen zuerst abstoßen.

Die Abstoßung der Sporen von einem Basidium bei *Coprinus sterquilinus* geht in derselben Weise vonstatten wie bei den Hymenomyceten im allgemeinen. Die 4 Sporen eines jeden Basidiums werden heftig mehr oder weniger senkrecht von dem Hymenium vorgestoßen in den benachbarten Raum zwischen den Lamellen. Die 4 Sporen verlassen ihre Sterigmata nacheinander und werden nicht alle zusammen abgestoßen. Die Abtrennung kann leicht beobachtet werden, wenn man eine Lamelle, wie sie auf Fig. 6, Taf. II abgebildet ist, in eine geschlossene Glaskammer oder unter ein großes Becherglas legt, wo sie vor zu großem Wasserverlust geschützt ist, und von oben auf sie herabschaut. Man kann dann sehen, wie die Sporen ihre Basidien in der Zone der Sporenabstoßung verlassen. Man wird Basidien finden, die 4, einige, die 3 oder 2, andere, die eine oder gar keine Sporen mehr haben. Die Abstoßung aller 4 Sporen von einem Basidium braucht, wenn einmal der Prozeß begonnen hat. 1—1½ Minuten. Mit Hilfe eines Horizontalmikroskops, das ich 1909 beschrieben habe[1]), fand ich, daß die Sporen von dem Hymenium ungefähr 0,2 mm weit in den Raum zwischen den Lamellen geschleudert werden. Dann machen sie eine kurze Wendung, nach der sie bei ruhiger Luft senkrecht abwärts fallen. Die Flugbahn, die von den Sporen der Hymenomyceten beschrieben wird, habe ich eine Sporabola genannt[2]). Für *Coprinus sterquilinus* sind 2 Sporabolen auf Fig. 14, Taf. II dargestellt und sechs weitere in Fig. 15, Taf. II.

Aus Messungen der Fallgeschwindigkeit von Sporen verschiedener Größe, die an anderer Stelle gemacht wurden[3]), kann geschätzt werden, daß die Geschwindigkeit des Sporenfalles bei *Coprinus sterquilinus* in ruhiger Luft ungefähr 4 mm/sec beträgt, wenn die Luft mit Wasserdampf gesättigt ist, und 2,5 mm/sec, wenn sie trocken ist. Die Verringerung der Fallgeschwindigkeit bei trockener Luft kommt daher, daß die Sporen durch Verlust an Feuchtigkeit rasch kollabieren. In der freien Natur hat eine sehr schwache Luftbewegung zur Folge, daß die Sporen weite Strecken

---

1) A. H. R. Buller, Researches on Fungi, loc. cit., p. 142.

2) A. H. R. Buller, Researches on Fungi, p. 185.

3) Ibid. p. 175.

fortgetragen werden. Die Art, in der die Sporen die Unterseite des Hutes bei einem leichten Luftzug verlassen, ist dargestellt auf Fig. 6, 7 u. 8, Taf. II. Wenn ein Fruchtkörper in einem Becherglas in aufrechter Stellung gehalten und nun die Luft unter dem Hut durch ein konzentriertes Lichtbündel eines elektrischen Bogens beleuchtet wird, so kann man den Fall der einzelnen Sporen mit bloßem Auge direkt beobachten[1]). Wieviel Sporen im ganzen an einem großen Fruchtkörper entwickelt werden, wurde nach der Zahl der Sporen berechnet, die auf einem kleinen Bezirk des Hymeniums produziert werden, und aus der Größe der Gesamtoberfläche der Lamellen. Bei einem Fruchtkörper mit einem 4 cm hohen Hut war die Anzahl der Sporen pro qmm der Hymeniumoberfläche 2900, und die Gesamtoberfläche des Hymeniums ungefähr 34 500 mm^2. Daraus ergibt sich, daß die Gesamtzahl der von dem Hut gebildeten Sporen ungefähr 100 000 000 war.

Nun ist noch ein Punkt bei dem Vorgang der Sporenbefreiung der Hymenomyceten zu erwähnen, den ich bis vor 3 Jahren übersehen und bis jetzt noch nicht beschrieben habe. Ungefähr 5—15 Sekunden, bevor eine Spore abgestoßen werden soll, wird immer ein winziger Wassertropfen an der Basis jeder Spore ausgeschieden und zwar an der Seite, die der Achse der Basidien am nächsten ist, und an dem Punkt, wo die Spore mit dem Sterigma verbunden ist (vgl. Fig. 18, Zone 6). Fayod[2]) beobachtete die Ausscheidung dieser Tropfen bei *Galera tenera*, aber er gab keine Abbildung davon. Meine eigenen Beobachtungen wurden gemacht, bevor ich mit Fayods Resultaten bekannt wurde. Kürzlich hat Dietel[3]) entsprechende Tropfenausscheidungen für die Sporidien der Rostpilze beschrieben, bei denen die Teleutosporen ohne Ruheperiode keimen. Ich habe gefunden, daß bei allen Hymenomyceten (ca. 50 Spezies, die die Hauptgruppen repräsentieren) die Ausscheidung eines Flüssigkeitstropfens vor der Sporenabstoßung die Regel ist. Ich habe auch Dietels Beobachtungen auf einen Rostpilz ausgedehnt, bei dem die Teleutosporen eine Ruheperiode vor ihrer Keimung

---

1) Meine Lichtbündelmethode für das Studium des Sporenfalls von den Fruchtkörpern der Hymenomyceten ist genau beschrieben in meinen Researches on Fungi S. 94—101. Sie kann mit gutem Erfolg bei Klassendemonstrationen angewendet werden.

2) M. V. Fayod, Prodrome d'une histoire naturelle des Agaricinés. Ann. de sc. nat., T. 9, 1889, p. 272.

3) P. Dietel, Über die Abschleuderung der Sporidien bei den Uredineen. Mycologisches Centralbl., Bd. 1, 1912, S. 355—359.

brauchen, nämlich *Puccinia graminis*. So scheint es sehr wahrscheinlich, daß der Prozeß der Sporenabstoßung bei Hymenomyceten und Uredineen derselbe ist. In dieser Hinsicht kann die Annahme der Homologie der Basidien der beiden Gruppen als wesentlich bestätigt gelten. Der am Nabel der Spore ausgeschiedene Wassertropfen hat bei *Coprinus sterquilinus* einen Maximaldurchmesser, der so groß ist wie ein Drittel des Sporendurchmessers. Die Tropfen sind in verschiedenen Stadien ihrer Bildung in der Zone der Sporenabstoßung auf Fig. 17 u. 18, Taf. III abgebildet. Wenn eine Spore fortgeschleudert wird, so wird der Tropfen mitgenommen. Weitere Bemerkungen und Abbildungen über die Tropfenausscheidung bei der Sporenabstoßung der Hymenomyceten im allgemeinen bleibt einer Veröffentlichung an anderer Stelle vorbehalten.

c) Die Zone der sporenfreien Oberfläche. Hier kann man beobachten, daß keine Sporen mehr vorhanden sind. Die Zone ist ungefähr 0,08 mm breit. Die langen und die kurzen Basidien und die Paraphysen kann man leicht voneinander unterscheiden. Keines der Elemente ist kollabiert. Die Sterigmata haben noch ihre ursprüngliche Form bewahrt. Rechts von der Zone in Fig. 17, Taf. III sieht man eine Basidie, die zu kleine Sporen trägt und diese daher nicht abgestoßen hat. Diese 4 Sporen würden nach dem Abfall zu den vergeudeten Sporen an der Lamellenkante hinzukommen.

d) Die Zone der Selbstverdauung. Auf dieser schmalen Zone, die ca. 0,05 mm breit ist, kann man die Zerstörung der Zelle beobachten. Die Wände verlieren allmählich ihre scharfen Konturen, sie werden körnig und verschwinden als bestimmte Strukturen. Die am besten standhaltenden Teile des Hymeniums sind die äußersten Teile der Basidien, besonders der langen Basidien; aber schließlich verschwinden sie ebenfalls.

e) Die Zone der Selbstverdauungsprodukte. Diese Zone, die sich an der Lamellenkante befindet, wechselt etwas in ihrer Breite. In dem auf Fig. 17 u. 18, Taf. III dargestellten Fall ist sie ca. 0,06 mm breit. Oben geht sie in die Zone der Selbstverdauung über. Längs ihrer oberen Kante enthält sie die körnigen Überreste der Basidien, aber weiter unten verschwinden alle Spuren bestimmter Elemente. Längs ihrer unteren Kante befindet sich gewöhnlich eine ansehnliche Zahl von Sporen, die das Unglück hatten, nicht auf normale Weise abgestoßen zu werden. Wir können sie vergeudete Sporen nennen. Sie sind nicht fähig aus dem flüssigen Streifen zu entkommen, der sie umschließt, und fallen zu

Boden, wenn der Fruchtkörper im ganzen kollabiert. Die Zone der Selbstverdauungsprodukte dehnt sich allmählich immer weiter nach oben aus. Sie folgt der Sporenabstoßungszone in einer Entfernung von ca. $^1/_2$ mm. Die Flüssigkeit, aus der sie hauptsächlich besteht, verschwindet zum größten Teil zweifellos durch Verdunstung. Es ist ebenso möglich und in der Tat wahrscheinlich, daß ein Teil durch Kapillarattraktion längs der subhymenialen Schicht aufgesogen wird. Jedenfalls sammelt sie sich nicht so an, daß sie den Fall der ins Freie abgestoßenen Sporen hemmt. Die vergeudeten Sporen bilden möglicherweise nur $5\,^0/_0$ der Gesamtzahl, es sind immer relativ wenig im Vergleich mit denen, die frei in die Luft geschleudert werden.

Die Zone der Selbstverdauungsprodukte hüllt, sobald sie kontinuierlich fortschreitet, langsam alle Sporen ein, die aus irgend einem Grunde nicht von ihren Sterigmaten abgestoßen wurden, als sie sich in der Zone der Sporenbefreiung befanden. Das Einschließen zweier Sporen ist in Fig. 17, Taf. III bei *m* und *n* gezeigt.

Wenn ein Fruchtkörper seine Sporen in eine sehr feuchte Atmosphäre abstößt, sammeln sich am Rand des Hutes, wo die Abstoßung der Sporen aufhört, Tropfen einer dunklen tintenähnlichen Flüssigkeit, die Selbstverdauungsprodukte, an (Fig. 7, Taf. II). Diese Tropfen, welche in Intervallen vom Hutrand herabtropfen, enthalten relativ wenig Sporen an ihrem untersten Ende. Die schwarze Farbe kommt nicht von den Sporen, sondern von einem braunen Farbstoff, der in den Tropfen gelöst ist. Durch eine Reihe eigens zu diesem Zweck angestellter Versuche fand ich, daß das Schwarzwerden der Flüssigkeit von der Gegenwart einer Oxydase herrührt, die wie eine Laccase oder Tyrosinase wirkt.

Es ist nun genug gesagt worden, um zu zeigen, wie bewundernswert die Fruchtkörper von *Coprinus sterquilinus* eingerichtet sind zum Zweck der Bildung und Befreiung der Sporen. Es ist augenscheinlich, daß die Anpassung der Struktur an die Funktion zusammen mit der Reproduktion genau so vollkommen ist bei *Coprinus* wie bei den Phanerogamen.

III. Untersuchungen über den Bau der Fruchtkörper bei Agaricineen.

Bei den Agaricineen finden wir zwei Typen von Fruchtkörpern, welche sich in bezug auf die Einrichtungen für die Bildung und

das Abwerfen von Sporen unterscheiden: der *Psalliota*-Typus, welcher alle Arten von *Psalliota, Stropharia, Panaeolus, Pholiota* und wahrscheinlich die meisten Agaricineen einschließt, und der *Coprinus*-Typus, welcher ungefähr 200 Arten von *Coprinus* umfaßt.

Bei dem *Psalliota*-Typus ist das Hymenium während der Abstoßung der Sporen so gerichtet, daß jeder seiner Teile mehr oder weniger nach unten schaut (vgl. *B* und *C* in Textfig. 1). Diese Orientierung des Hymeniums wird durch die Kombination zweier Dinge bewirkt: 1. Die Lamellen sind im Querschnitt keilförmig, 2. die Lamellen sind positiv geotropisch. Mit der Tatsache, daß jeder Teil des Hymeniums während der Abstoßung der Sporen nach unten schaut, verknüpft sich die andere Tatsache, daß jeder kleinste Teil der Oberfläche der Lamellen (jedes Quadratmillimeter) Sporen hervorbringt und sie abstößt während der ganzen Trennungsperiode. Sobald das Hymenium in der für die Abstoßungsperiode charakteristischen Art orientiert worden ist, beginnt das Abwerfen der Sporen. Der Fruchtkörper ist so organisiert, daß er als Ganzes bestehen bleibt, bis alle Sporen abgestoßen worden sind. Damit eine gegebene kleine Fläche des Hymeniums eine sehr große Menge Sporen hervorbringen und sie sicher abwerfen kann, treten die Basidien hervor und bringen ihre Sporen in Serien von aufeinander folgenden Generationen zur Reife. Der Fruchtkörper bleibt erhalten, bis alle Basidien ihre Funktion der Erzeugung und Abstoßung ihrer Sporen vollständig erfüllt haben.

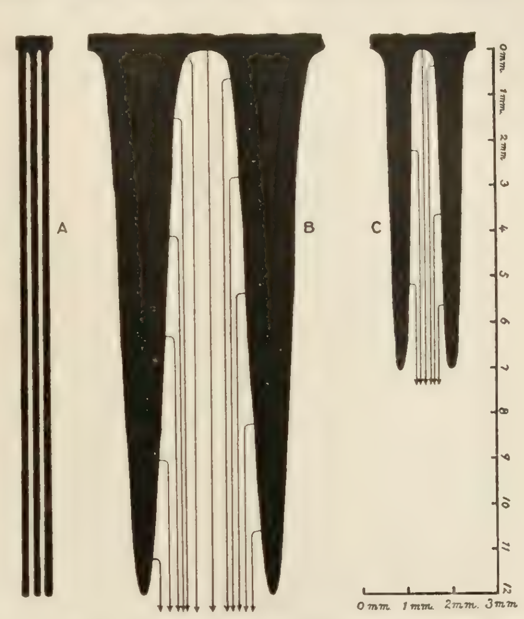


Fig. 1. Querschnitt durch eine Lamelle.

A = *Coprinus atramentarius*; *B* = *Collybia platyphylla*; *C* = *Psalliota campestris*. Die Pfeile in *B* und *C* zeigen die Wurfbahnen einiger Sporen, welche vom Hymenium in ruhige Luft geschleudert werden.

Bei dem *Coprinus*-Typus der Fruchtkörper muß man hauptsächlich berücksichtigen, daß während der Abstoßung der Sporen das Hymenium nicht so orientiert ist, daß jeder Teil nach unten gerichtet ist. Das hat einen doppelten Grund: 1. die Lamellen sind im Querschnitt nicht keilförmig, 2. sie sind nicht positiv geotropisch. Bei *Coprinus sterquilinus* und *C. comatus* sind die Lamellen, abgesehen von ihrem verdickten Rand, fast parallelseitig, während sie bei vielen anderen Spezies von *Coprinus*, z. B. bei *C. atramentarius* ganz parallelseitig sind (*A* in Textfig. 1, S. 318). Der Bequemlichkeit halber bezeichnen wir von nun an die Lamellen des *Coprinus*-Typus als parallelseitige und diejenigen des *Psalliota*-Typus als keilförmige.

Da die Lamellen von *Coprinus* parallelseitig und nicht geotropisch sind, können nicht alle Teile des Hymeniums nach unten schauen. Im günstigsten Falle können bei einer einzelnen Lamelle beide Seiten in vertikaler Ebene liegen, was aber selten vorkommt. Gewöhnlich ist die eine Seite der Lamelle ein wenig nach oben, die andere etwas nach unten gerichtet. Infolgedessen würde es für jede kleine Fläche des Hymeniums (jedes Quadratmillimeter) an der oberen Seite jeder Lamelle unmöglich sein, zu derselben Zeit Sporen erfolgreich während der Abstoßungsperiode abzuwerfen. Sporen, welche von den Basidien abgestoßen werden, würden wieder auf das Hymenium fallen. Daher ist die Art der Sporentrennung, welche wir bei dem *Psalliota*-Typus gefunden haben, für die Fruchtkörper vom *Coprinus*-Typus ungeeignet.

Das erfolgreiche Freiwerden der Sporen bei den nicht geotropischen, parallelseitigen Lamellen des *Coprinus*-Typus wird durch folgende Einrichtung erreicht: 1. die Sporen reifen in einer Zone, die auf jeder Lamelle von unten nach oben fortschreitet, 2. die Sporen werden auch in der Reihenfolge von unten nach oben frei, 3. die sporenfreien Teile der Lamellen werden, sobald sie in Erscheinung getreten sind, durch Selbstverdauung zerstört. Infolge dieser Selbstverdauung der sporenfreien Teile von unten nach oben ist die Zone der Abstoßung immer nahe und parallel der Lamellenkante gelegen, und die Sporen, welche von der oberen Seite der Lamelle losgelöst werden, können vom Fruchtkörper frei abfallen. Dies wird für *Coprinus atramentarius* in der beigefügten Textfig. 2 dargestellt.

Hier steht die Lamelle um einen Winkel von 20° geneigt, und nun können alle Sporen unter dem Fruchtkörper in die Luft fallen

und vom Wind fortgetragen werden. Drei Stadien der Sporenabstoßung *A*, *B* und *C* sind abgebildet; aber in jedem ist die Abstoßungszone gerade oberhalb der Lamellenkante. Es ist klar, daß die Selbstverdauung ein notwendiger Faktor für das erfolgreiche Arbeiten des Fruchtkörpers vom *Coprinus*-Typus ist: sie dient dazu, die sporenfreien Teile der Lamellen zu entfernen, die nicht nur nutzlos für den Fruchtkörper sind, sondern ein mechanisches Hindernis für das Abfallen der zurückbleibenden Sporen sein würden, besonders für diejenigen, die von den oberen Seiten der Lamellen abgestoßen werden.

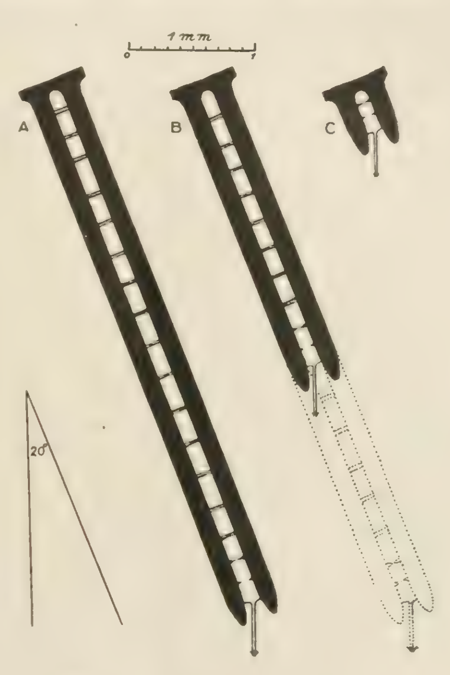


Fig. 2. *Coprinus atramentarius.*

Zwei Lamellen in einem Winkel von 20°, Sporen abstoßend. Die Wurfbahnen der Sporen, die die Zone der Sporenabtrennung bei ruhiger Luft verlassen, werden durch die Pfeile angezeigt. Infolge der Selbstverdauung ist die Zone der Sporenabtrennung immer gerade über der freien Lamellenkante.

Mit diesen hauptsächlichen Einrichtungen bei dem Fruchtkörper des *Coprinus*-Typus sind noch andere verbunden, die feiner und weniger auffallend sind. Wir haben gesehen, daß die Sporen bei jeder Lamelle in der Reihenfolge von unten nach oben abgestoßen werden. Die Zone der Abstoßung ist schmal (ungefähr 1 mm). Nun bildet diese Zone, wenn man sie in einem gegebenen Moment an der Lamelle betrachtet, ein enges Band von bestimmtem Flächenraum. Die Sporen auf dieser Fläche werden alle im Laufe von wenigen Minuten abgestoßen. Daraus folgt, daß bei den zunächstliegenden Basidien die Sporen annähernd zur gleichen Zeit reif und bereit zur Abtrennung sein müssen. Hierin liegt ein deutlicher Unterschied zwischen dem *Coprinus*- und *Psalliota*-Typus. Bei dem ersteren müssen alle Basidien auf einem schmalen Streifen des Hymeniums (0,1 qmm) annähernd zur gleichen Zeit ihre Sporen ausgebildet und zur Abstoßung bereit haben, während das beim letzteren nicht so not-

wendig ist. Bei dem *Psalliota*-Typus kommt es häufig vor, daß der Zeitraum zwischen dem Reifwerden und der Abtrennung der Sporen auf den angrenzenden Basidien nicht einige Minuten, sondern bis zu mehreren Tagen betragen kann.

Mit der Tatsache, daß auf jedem schmalen Streifen des Hymeniums von *Coprinus* alle Sporen fast zur gleichen Zeit zur Abstoßung bereit sein müssen, verbindet sich eine besondere Einrichtung der Bestandteile des Hymeniums. Damit nebeneinander liegende Basidien zur selben Zeit fertige Sporen tragen können, ohne daß diese sich verdrängen, sind große Paraphysen nötig, um den nötigen Raum zu schaffen (spacial agents). Durch ihre Gegenwart halten sie benachbarte Basidien in möglichst angemessenen Entfernungen auseinander.

Da alle Sporen, welche auf irgend einer kleinen Fläche des Hymeniums abgestoßen werden, nahezu im selben Augenblick reif sein sollen, muß die Gesamtzahl der Basidien auf solch einer Fläche notwendigerweise sehr reduziert sein im Vergleich mit der Zahl der Basidien auf einer ähnlichen Lamellenfläche eines Fruchtkörpers, der nach dem *Psalliota*-Typus gebaut ist. Diese Reduktion wird indessen infolge des Dimorphismus der Basidien vermindert. Der Dimorphismus erlaubt ein engeres Zusammenstehen der Basidien auf dem Hymenium, als es auf andere Weise möglich wäre. Auf diese Weise ist der Raum des Hymeniums für die Sporenbildung gut ausgenutzt. Damit alle Sporen auf der Abstoßungszone sicher von dem Hymenium abfallen können, werden die Sporen der langen Basidien einige Minuten früher abgestoßen als die der kürzeren, von denen sie umgeben sind.

Aus diesen Untersuchungen können wir schließen, daß die große Menge der Paraphysen und der Dimorphismus der Basidien besondere Anpassungsformen sind, die eine zweckentsprechende und zuverlässige Sporenbildung auf denjenigen Lamellen sichern, welche ihre Sporen in der Abstoßungszone von unten nach oben abwerfen; weiter stellt die Einrichtung, daß die langen Basidien ihre Sporen früher abwerfen als die kurzen Basidien, eine andere Anpassung dar, welche den Sporen, die von dichtbesetzten dimorphen Basidien erzeugt werden, die Möglichkeit gibt, sicher von den Lamellen abzufallen.

Wir haben bis jetzt gesehen, daß die Anordnung, die Struktur und die Art der Funktion der Elemente des Hymeniums das Ziel haben, eine ökonomische und erfolgreiche Bildung und Abstoßung

der Sporen von parallelseitigen und nicht geotropischen Lamellen zu sichern. Wir müssen nun die Frage stellen: Ist es von irgend einem Vorteil, daß die Lamellen parallelseitig und nicht keilförmig im Querschnitt sind?

Bei dem Fruchtkörper des *Psalliota*-Typus sind die Lamellen keilförmig im Querschnitt. Daher sind sie am oberen Teil dicker als an ihrer freien Kante. Je höher solch eine Lamelle ist, um so größer muß ihre durchschnittliche Dicke sein. Da bei dem *Coprinus*-Typus die Lamellen parallelseitig sind, besteht hier keine proportionale Beziehung zwischen der Höhe und der Dicke der Lamellen. Daraus folgt, daß, wenn wir zwei Fruchtkörper, einen vom *Coprinus*-Typus, den anderen vom *Psalliota*-Typus mit Lamellen von gleicher Oberfläche nehmen, die Menge der Lamellensubstanz bei dem ersteren geringer sein wird als bei dem letzteren. Gleich große Lamellen von *Coprinus atramentarius* und von *Collybia platyphylla* wurden verglichen (Textfig. 1 *A* und *B*). Es ergab sich, daß das Volumen von *Collybia* 7mal größer war als das von *Coprinus*. Bei einer Höhe von 7 mm (Textfig. 1, *C*) hatten die Lamellen von *Psalliota campestris* ein 3—4fach größeres Volumen als diejenigen von *Coprinus atramentarius*. Da nun das Hymenium die Oberfläche der Lamellen überzieht, folgt, daß bei der gleichen Menge Lamellensubstanz die Fläche des Hymeniums bei *C. atramentarius* ungefähr 7mal größer ist als bei *Collybia platyphylla* und 3—4mal größer als bei *Psalliota campestris*. So kommen wir zu dem Schluß, daß die Parallelität der Lamellenseiten eine größere Oberfläche des Hymeniums pro Volumeneinheit der Lamelle herbeiführt als die Keilform. Bei dem *Coprinus*-Typus wird die Lamellensubstanz also auf ein Minimum reduziert.

Wenn man den *Coprinus*- und *Psalliota*-Typus nach der relativen Größe der Oberfläche des Hymeniums, welche sie bei gleicher Lamellensubstanz hervorbringen, beurteilen will, so muß man zugeben, daß der erste Typus dem letzteren überlegen ist. Aber es sind noch andere Dinge zu beachten. Die Parallelität der Lamellenseiten, welche eine besondere Art der Sporenbefreiung erfordert, schließt zugleich eine Verminderung der Basidienzahl ein, welche auf der Flächeneinheit des Hymeniums hervorgebracht werden kann. Es wurde ein Vergleich der Sporenmengen von *Stropharia semiglobata* und von *Coprinus comatus*, Spezies mit Sporen von annähernd gleichem Durchmesser, angestellt, indem wir von beiden gleich große Hymeniumflächen nahmen und die

Gesamtzahl der Basidien auf ihnen feststellten. Die erhaltenen Zahlen wurden mit 4 multipliziert. Die Rechnung zeigte, daß *Stropharia*, welche den *Psalliota*-Typus repräsentiert, dreimal so viel Sporen erzeugt wie *Coprinus.* So sehen wir, daß, obgleich die Parallelität der Lamellenseiten eine Vergrößerung der Hymeniumoberfläche bei Volumeneinheit erlaubt, sie zu gleicher Zeit eine ganz beträchtliche Reduktion der Sporenzahl mit sich bringt, welche auf der Flächeneinheit des Hymeniums erzeugt werden kann. Es ist daher unzweifelhaft, daß die parallele Anordnung sowohl Vorteile wie Nachteile bietet im Vergleich mit der keilförmigen.

Vergleicht man Fruchtkörper des *Psalliota*-Typus mit gleich großen vom *Coprinus*-Typus, so bemerkt man außer den schon erwähnten Verschiedenheiten noch einen auffallenden Unterschied in bezug auf den Pilzhut. Vergleichen wir den Längsschnitt der Fruchtkörper von *Coprinus comatus* und *Psalliota campestris*, so können wir sofort sehen, daß die fleischige Masse des Hutes beim ersteren viel geringer ist als beim letzteren (A. H. R. Buller, Researches on Fungi, loc. cit. Plate I Fig. s 1 and 2). Bei *Coprinus comatus* können die Lamellen infolge der besonderen Art der Sporenabstoßung ihre Sporen fallen lassen, wenn sie noch fast senkrecht stehen. Nur dadurch, daß die Lamellen kürzer und kürzer werden infolge ihrer Reduktion durch Selbstverdauung und daher immer leichter, werden sie allmählich nach oben gedreht, so daß ihre Überreste zusammen mit dem Hauptteil des fleischigen Pilzhutes eine Art von Schirm bilden. Wäre für irgend einen Teil des Hymeniums jeder Lamelle eine solche Lage notwendig, daß er seine Sporen zu gleicher Zeit wie jeder andere Teil fallen lassen könnte, so müßte die fleischige Masse des Hutes unbedingt sehr groß sein. Die sehr langen Lamellen müßten mehr oder weniger horizontal ausgestreckt sein wie bei *Agaricus campestris.* Bei diesem spannt sich der Hut vor der Abtrennung der Sporen so aus, daß die Längsachsen der Lamellen tatsächlich horizontal stehen. In dieser Stellung bleiben sie während der ganzen Abtrennungsperiode, die mehrere Tage dauert. Die Streckung der Längsachsen der Lamellen in horizontaler und die feste Lage ihrer Ebenen in vertikaler Richtung erfordert eine große Masse des Pilzhutes. Vergleichen wir daher den ganzen Hut eines großen Exemplars von *Coprinus eomatus* mit demjenigen eines großen Exemplars von *Psalliota campestris*, so müssen wir sagen, daß bei dem ersteren

die Hymeniumfläche bei gleichem Volumen des Hutes (Fleisch und Lamellen eingeschlossen) sehr viel größer ist als bei dem letzteren. Es steht fest, daß die Zahl der Sporen, welche auf der Flächeneinheit des Hymeniums erzeugt werden kann, bei dem *Coprinus*-Typus — die Gleichheit der übrigen Elemente vorausgesetzt — um $^1/_3$ reduziert ist. Trotz dieser Betrachtung ist es wahrscheinlich, daß, wenn man zwei Pilzhüte, einen von *Coprinus comatus*, den andern von einer Spezies des *Psalliota*-Typus, die beide gleich große Sporen und gleiches Gewicht haben, beim Beginn der Sporenabstoßung betrachten würde, der erstere eine sehr viel größere Menge Sporen hervorbringen würde als der letztere. *Coprinus comatus* ist eine der häufigsten Arten der Hymenomyceten. Das Vorwiegen und die große Zahl, in welcher *Coprinus comatus* oft vorkommt, sind ein Beweis für seinen Erfolg im Kampfe ums Dasein. Zweifellos ist dieser Erfolg einer Anzahl von Faktoren zuzuschreiben, wie der Übermacht des Myceliums über Konkurrenten usw. Aber auf jeden Fall scheint er Zeugnis abzulegen für die große Leistungsfähigkeit der Fruchtkörper in bezug auf Bildung und Befreiung der Sporen.

Der Bau der Fruchtkörper des *Coprinus*- wie des *Psalliota*-Typus ist bei beiden in hohem Grade wirksam. Ich möchte daher nicht den einen höher als den andern stellen. Wir werden indessen mit Recht den *Coprinus*-Typus für den spezialisierteren betrachten, denn wir haben eine Menge Anhaltspunkte, daß er im Laufe der Entwicklung aus dem *Psalliota*-Typus entstanden ist. Vielleicht können wir auch beide Typen als nahezu gleich glückliche Variationen desselben Themas betrachten. Die Natur hat gewissermaßen zwei Wege für dieselbe Aufgabe gefunden: nämlich für die Bildung und Befreiung der Sporen bei den Fruchtkörpern der Agaricineen. Die Tatsache, daß unter gewissen Bedingungen beide Arten der Fruchtkörper gleich erfolgreich sind, wird dadurch bestätigt, daß Fruchtkörper des *Coprinus*- wie des *Psalliota*-Typus oft nebeneinander vorkommen. Es ist nicht wahrscheinlich, daß Spezies vom *Coprinus*-Typus jemals zu einem vollständigen Verschwinden der Spezies vom *Psalliota*-Typus führen werden und umgekehrt. Es scheint eher wahrscheinlich, daß beide Typen fortfahren werden, nebeneinander zu existieren, wie wir es beobachten bei Bäumen mit verschiedener Anordnung der Blätter, oder bei Kräutern mit verschiedenen Einrichtungen, um Nährstoffe für den Winter aufzuspeichern, mit verschiedenen Arten der Bestäubung

ihrer Blüten und mit verschiedenen Mitteln ihre Samen in der Natur zu zerstreuen.

IV. Zusammenfassung der Hauptresultate.

Coprinus sterquilinus besitzt Fruchtkörper, welche in ihren Einrichtungen für Bildung und Befreiung der Sporen denjenigen von *Coprinus comatus* gleich sind. Beide Spezies haben keine Zystiden an den Seiten der Lamellen, wohl aber verdickte Stellen an den Lamellenrändern. Diese Verdickungen leisten einen wichtigen Dienst, indem sie gegenüberliegende Hymeniumflächen auf benachbarten Lamellen während der Entwicklung der Sporen auseinander halten.

Die Basidien der meisten *Coprinus*-Arten sind dimorph. Sie bestehen aus zwei verschiedenen Sorten, aus langen und kurzen Basidien. Der Dimorphismus erlaubt eine Anhäufung der Basidien und ermöglicht eine zweckentsprechende Sporenbildung. Die langen Basidien lassen in der Zone der Abstoßung ihre Sporen früher fallen als die kurzen.

Große sterile Paraphysen sind wesentliche Bestandteile des Hymeniums der *Coprinus*-Arten. Sie dienen dazu, aneinander grenzende Basidien zu trennen und ermöglichen dadurch diesen, ihre Sporen ohne gegenseitige Störung zu entwickeln.

Einige Sekunden bevor eine Spore von dem Basidium der Hymenomyceten — *Coprinus* eingeschlossen — abfällt, wird ein kleiner Tropfen, dessen Durchmesser gewöhnlich halb so groß ist wie der der Sporen, am Nabel der Spore und dem Anheftungspunkt an das Sterigma ausgeschieden. Der Tropfen wird mit der Spore fortgetragen. Eine gleiche Ausscheidung findet nach Dietel auch bei den Uredineen vor der Abstoßung der Sporen statt. Ich habe diese Ausscheidung bei *Puccinia graminis* beobachtet. Die Art der Sporenbefreiung scheint demnach bei den Hymenomyceten und Uredineen die gleiche zu sein.

Bei dem *Psalliota*-Typus sind die Lamellen des Fruchtkörpers keilförmig im Querschnitt und positiv geotropisch. Daher schaut das Hymenium auf beiden Seiten jeder normal gerichteten Lamelle mehr oder weniger nach unten. Mit dieser Orientierung des Hymeniums ist die Tatsache verbunden, daß jeder schmale Streifen des Hymeniums (jedes Quadratmillimeter) auf jeder Lamelle gleichzeitig die Sporen während der ganzen Abstoßungsperiode erzeugt und abgibt. Auf jeder kleinen Fläche des Hymeniums kommen

die Basidien zur Reife und stoßen ihre Sporen nacheinander ab, so daß die Bildung und Befreiung der Sporen häufig mehrere Tage lang fortdauert.

Bei dem Fruchtkörper vom *Coprinus*-Typus ist die Substanz, bestehend aus Stiel, Pilzhut und Lamellen, auf ein Minimum reduziert. Die Reduktion der Lamellensubstanz ist auf die Parallelität der Lamellenseiten zurückzuführen. Die Lamellen sind nicht geotropisch. In der Natur schaut die eine Seite der Lamellen etwas nach oben, die andere ein wenig nach unten. Eine erfolgreiche Abstoßung der Sporen von den nicht geotropischen parallelseitigen Lamellen von *Coprinus* wird durch folgende Einrichtungen erreicht: 1. Die Sporen reifen und fallen ab in der Reihenfolge von unten nach oben. 2. Die sporenfreien Teile werden nacheinander von unten nach oben durch die Selbstverdauung zerstört. Infolge dieser Zerstörung ist die Zone der Sporenabstoßung auf jeder Lamelle ein Bruchteil eines Millimeters der freien Lamellenhaut. Die Sporen werden mehr oder weniger geradeaus von ihren Sterigmaten in den Raum zwischen den Lamellen bis zu einer Entfernung von ca. 0,1—0,2 mm geschleudert, bevor sie anfangen, senkrecht zu fallen. Daher haben die Sporen an der oberen Seite der Lamelle, welche schief geneigt ist, wie an der unteren Seite keine Schwierigkeit, unter dem Pilzhut in die Luft zu gelangen, von wo sie dann durch den Wind fortgetragen werden.

The University of Manitoba, Winnipeg.

Figuren-Erklärung.

Tafel II. *Coprinus sterquilinus.*

Fig. 1. Junger Fruchtkörper auf Pferdedung sich entwickelnd. Die Sporenbildung hat noch nicht begonnen. Myceliumstränge sind auf der Oberfläche des Substrats zu sehen. Nat. Gr.

Fig. 2. Ein älterer Fruchtkörper auf einem Pferdeapfel. Der Stiel beginnt gerade sich zu strecken. Der Annulus bleibt an der geschwollenen Basis nach Art einer Volva zurück. Der ganze Fruchtkörper ist schneeweiß. Sporen sind auf den Lamellen entstanden, sie sind aber noch ungefärbt. Flockige Lagen und weiße Myceliumstränge sieht man auf der Oberfläche des Substrats. Nat. Gr.

Fig. 3. Ein Fruchtkörper, dessen Stiel schon die volle Größe erreicht hat. In diesem Falle hat sich ein Ring und keine Volva gebildet. Der Pilzhut und der obere Teil des Stieles sind im Längsschnitt abgebildet. Infolge des Reifwerdens der Sporen werden die Lamellen von unten nach oben schwarz. Nat. Gr.

Fig. 4. Längsschnitt durch einen älteren Pilzhut. Da die Sporen alle reif, sind die Lamellen ganz schwarz. Die Abstoßung der Sporen beginnt gerade. Nat. Gr.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Pilzhut, ungefähr $1^1/_2$ Stunde nach der Abstoßung der Sporen. Sporen sind abgefallen, und die Selbstverdauung beginnt längs der Lamellenkante bei *a*. Die punktierten Linien zeigen den Umriß und die Ausdehnung der Lamellen in dem Moment, als die Selbstverdauung begann. *s*, die untere Kante der Lamelle, wo die Abstoßung und die Selbstverdauung zuerst anfing. Ungefähr ein $^1/_5$ jeder Lamelle ist bis jetzt zerstört. Nat. Gr.

Fig. 6. Längsschnitt durch einen noch älteren Fruchtkörper ungefähr $3^1/_2$ Stunden nach Beginn der Sporenabstoßung. Der Hut ist jetzt helmförmig infolge der Ausdehnung. Die Lamellen sind durch die Selbstverdauung bis auf die Hälfte der ursprünglichen Größe reduziert. Die Sporen sind nach Art eines Diagramms gezeichnet, wie sie von den unteren Seiten der Lamellen abfallen und durch einen seitlichen Luftzug fortgetragen werden. Die Linie *ap* zeigt die Richtung, in welcher der Schnitt, dargestellt in Fig. 15, herausgenommen wurde. Nat. Gr.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen noch älteren Fruchtkörper ungefähr 5 Stunden nach Beginn der Sporenabstoßung. Der Hut ist an der oberen Spitze fast flach geworden. Die Lamellen sind auf $^1/_4$ ihrer ursprünglichen Größe reduziert durch Selbstverdauung. Die erschöpften Teile der Lamellen sind nach oben gebogen. An der rechten Lamelle sieht man einen braunen Tropfen, welcher bei der Selbstverdauung entstanden ist. Die Sporen sind nach Art eines Diagramms gezeichnet, wie sie von den unteren Kanten der Lamelle abfallen. Nat. Gr.

Fig. 8. Längsschnitt durch einen Hut im letzten Stadium der Entwicklung, ungefähr $7^1/_2$ Stunden nach Beginn der Sporenabstoßung und ungefähr 8 Stunden nach dem Stadium in Fig. 4. Die Lamellen sind durch die Selbstverdauung fast ganz verschwunden. Das Abwerfen der Sporen hört auf. Die erschöpften Teile der Lamelle sind nach oben gedreht. Die wenigen Sporen, die noch abfallen, sind nach Art eines Diagramms gezeichnet. Nat. Gr.

Fig. 9. Teil eines Querschnittes durch einen Hut in einem etwas früheren Stadium als in Fig. 2, den hohlen Stiel und sieben Lamellen zeigend. Zwischen jedem Paar aneinanderliegender Lamellen befindet sich ein freier Raum. Jede Lamelle hat eine verdickte Kante nahe am Stiel. $^{10}/_1$ vergr.

Fig. 10. Eine der Lamellen von Fig. 9, welche die Verdickung infolge der Anschwellung der Lamellenkante zeigt. $^{20}/_1$ vergr.

Fig. 11. Teile von drei Lamellen im Querschnitt wie in Fig. 9, ausführlicher die Struktur der verdickten Lamellenkanten zeigend, die verhindern sollen, daß sich die gegenüberliegenden Hymeniumflächen aneinander reiben. Die dimorphen Basidien ragen in den freien Raum zwischen den Lamellen. Jedes Basidium ist nach Art eines Diagramms dargestellt mit nur zwei anstatt vier Sporen. Zystiden fehlen. Die äußeren Zellen der verdickten Lamellenkante sind groß und steril. $^{64}/_1$ vergr.

Fig. 12. Eine Camera lucida Zeichnung einiger Sporen in Oberflächenansicht des Hymeniums. Die Sporen der langen Basidien sind dunkel, die der kurzen hell. Die Sporen der langen Basidien stehen teilweise senkrecht über den Sporen der kurzen Basidien. $^{440}/_1$ vergr.

Fig. 13. Camera lucida Zeichnung der Basidien und Paraphysen auf einem kleinen Teil des Hymeniums in Oberflächenansicht. Die Sporen wurden vor dem Zeichnen durch Waschen entfernt. Die langen Basidien sind dunkel, die kurzen hell. Die Basidien sind durch sterile Paraphysen getrennt. $^{440}/_1$ vergr.

Fig. 14. Ein kleiner Teil des Hymeniums aus Fig. 18*b*, Taf. III genommen, um die Wurfbahn der Sporen zu zeigen. Das lange Basidium *d* hat alle Sporen abgestoßen. Das lange Basidium *l* ist im Begriff, seine letzte Spore abzugeben. Ein Tropfen Flüssigkeit wird an der Spitze des Sterigma ausgeschieden. Die Wurfbahn, welche die Sporen bei ruhiger Luft hätten, wenn sie senkrecht vom Hymenium abgestoßen würden, ist durch die Linie mit Pfeil angegeben. Die maximale horizontale Weite des Wurfes beträgt ungefähr 0,2 mm. Die besondere Form der Wurfbahn, welche der Verf. eine Sporabola genannt hat, ist begründet durch sorgfältige Messungen und Berechnungen, die er in seinen „Researches on Fungi" dargelegt hat. Es ist auch die Wurflinie des kurzen Basidiums *o* gezeichnet. Zwischen den Basidien befinden sich die Paraphysen *p. p.* $^{440}/_1$ vergr.

Fig. 15. Längsschnitt durch drei Lamellen eines ausgespannten Hutes, welcher Sporen abstößt. Der Schnitt ist ausgeführt in der Richtung, welche durch die Linie *o p* in Fig. 6 angedeutet ist. Die Lamellen sind in bestimmtem Abstand von oben nach unten durch ihre Medianebene gespalten. Die Wurfbahn einiger Sporen, welche in der Abtrennungszone abgestoßen werden, sind durch Pfeile angedeutet. $^{15}/_1$ vergr.

Fig. 16. Ein Teil einer Lamelle von Fig. 15 (oder Fig. 6 in der Gegend um die Linie *a p*) in Oberflächenansicht. Die Sporen werden von der Trennungszone gerade oberhalb der Lamellenkante abgestoßen. An dem äußersten Teil der Lamellenkante deutet eine schwarze Linie die vergeudeten Sporen an (Fig. 17, Zone *e*, Tafel III). Die helle Zone darüber umschließt die sporenfreie Zone und die Zone der Selbstverdauung. Die Basen der Pfeile zeigen die Lage der Abstoßungszone, die Pfeile selbst die Richtung, in welcher die Sporen bei ruhiger Luft fallen. Oberhalb der Pfeile ist die Lamelle mit Basidien bedeckt, die ihre Sporen noch nicht abgestoßen haben. $^{15}/_1$ vergr.

Tafel III. *Coprinus sterquilinus*.

Fig. 17. Diese Zeichnung entspricht dem Schnitt in Fig. 18. Sie zeigt das Aussehen eines Teiles der Oberfläche einer Lamelle, einschließlich die Lamellenkante, nachdem die Sporenabstoßung und die Selbstverdauung begonnen haben (Fig. 5, Taf. II eine Flächenansicht irgend eines Stückes oberhalb der Lamellenkante bei *a* würde dieses Aussehen von Fig. 17 haben). Man unterscheidet fünf Zonen, parallel zur schrägen Lamellenkante: 1. *a*—*a* Zone der Basidien mit reifen Sporen. Die Basidien sind dimorph, lang und kurz. Die Sporen der langen Basidien, welche dunkler schattiert sind, stehen zum Teil oft über den Sporen der kurzen Basidien. Die Paraphysen sind immer steril und verhindern ein gegenseitiges Verdrängen benachbarter Lamellen. 2. b_1—b_1 und b_2—b_2 Zone der Sporenabstoßung, wo die Basidien ihre Sporen in den Raum zwischen den Lamellen abgeben. Wir unterscheiden zwei Unterzonen, b_1—b_1 Zone der Sporenabstoßung für die langen Basidien, b_2—b_2 Zone für die kurzen Basidien. In der Unterzone b_1—b_1 werden die vier Sporen jedes langen Basidiums von ihren Sterigmata nacheinander abgestoßen, so daß an einigen noch drei, an anderen zwei oder eine Spore sitzt. Einige Sekunden bevor eine Spore abgestoßen wird, scheidet sich ein kleiner Tropfen Wasser aus an der Spitze des Sterigma. Dieser Tropfen ist dargestellt, als springe er unter einigen Sporen z. B. beim Basidium *w* gegen die Achse des Basidiums vor. In der Unterzone b_1—b_1, haben die kurzen Basidien noch keine Sporen abgestoßen. In der Unterzone der Abstoßung der kurzen Basidien b_2—b_2 tragen die langen Basidien *l* keine Sporen mehr. Man kann sie erkennen an der dunkleren Schattierung und an den leeren Sterigmata. Nur die kurzen Basidien *s* stoßen ihre Sporen

ab. Einige von ihnen besitzen noch drei, andere zwei oder eine Spore. Gerade vor der Abtrennung jeder Spore wird ähnlich wie bei den Basidien der Unterzone b_1—b_1 ein Tropfen Wasser an der Spitze jedes Sterigma ausgeschieden, siehe S. 314 *c*—*c* Zone der Basidien, welche alle Sporen abgestoßen haben. Beide Arten, die langen wie die kurzen Basidien haben ihre Sporen normal abgestoßen. Ein Basidium *i* hat noch seine vier Sporen. Die Sporen sind unreif und vereinigen sich eventuell mit den vergeudeten Sporen an der Lamellenkante. *l* langes Basidium, *s* kurzes Basidium, *p p* Paraphysen. 4. *d*—*d* Zone der Selbstverdauung. Die Paraphysen und Basidien sind undeutlich geworden. Die Zellwände sind in feine Körnchen zerfallen. Die Sporen *m* und *n* sind nicht mehr zur rechten Zeit abgestoßen worden und werden vergeudet wie die Sporen an der Lamellenkante. *l* langes Basidium, *s* kurzes Basidium, *p p* Paraphysen. 5. *e*—*e* Der flüssige Streifen an der Lamellenkante, der die Produkte der Selbstverdauung und die Sporen enthält, welche aus irgend einem Grunde nicht in normaler Weise abgestoßen wurden. Am oberen Ende dieser Zone sind die zusammengefallenen Basidien undeutlich durch Reihen kleiner Körner skizziert. In der Zone weiter unten sind die Produkte der Selbstverdauung homogener. An der Lamellenkante befindet sich eine Anzahl nicht abgestoßener oder vergeudeter Sporen. Einige haben ein normales Aussehen, während andere über oder unter normaler Größe, farblos oder unvollständig gefärbt sind. Sie bilden aber nur einen geringen Prozentsatz der Gesamtzahl der Sporen. Da die Zone nach oben fortschreitet, wird sie auch die Sporen *m* und *n* einschließen. Der Maßstab an der rechten Seite der Figur zeigt die Dimensionen jedes Teiles.

Fig. 18. Diese Zeichnung entspricht der Oberflächenansicht von Fig. 17 und ist in gleicher Größe hergestellt, was einen genauen Vergleich ermöglicht. Sie zeigt das Aussehen eines Schnittes durch den unteren Teil einer Lamelle, einschließlich Lamellenkante, nachdem die Sporenabstoßung und die Selbstverdauung begonnen haben. hym = Hymenium, sub = Subhymenium. tr = Trama (Mittelschicht). Wie in Fig. 17 unterscheiden wir fünf Zonen. 1. *a* Zone der Basidien mit reifen Sporen. Der Dimorphismus der Basidien ist sehr deutlich. An der rechten Seite der Figur wechseln immer lange Basidien mit kurzen ab. Obgleich eine Spore des langen Basidiums *l* teilweise über einer Spore des kurzen Basidiums *s* steht, ist eine Berührung unmöglich infolge des weiteren Hervorragens des langen Basidiums. *p p* = Pharaphysen. 2. *b* Zone der Sporenabstoßung, in welcher die Basidien ihre Sporen in den Raum zwischen den Lamellen abwerfen. Sie besteht aus zwei Unterzonen: b_1 Trennungszone der langen Basidien, b_2 Trennungszone der kurzen Basidien. In der ersten hat das lange Basidium *w* zwei seiner Sporen schon abgestoßen, während es eben im Begriff ist, die beiden andern abzuwerfen. An der Basis dieser beiden letzten bildet sich ein Wassertropfen, der unterste Tropfen hat tatsächlich seine volle Größe erreicht, auf der gegenüberliegenden Seite der Figur ist ein langes Basidium im Begriff, die letzte Spore abzustoßen. Die Pfeile zeigen die Richtung an, in welcher die Spore geschleudert wird. Eine vollständige Wurfbahn ist auf Fig. 14 u. 15, Taf. II dargestellt. Die kurzen Basidien in der Unterzone b_1 haben noch keine Sporen abgegeben. In der Unterzone b_2 stoßen nur die kurzen Basidien ihre Sporen ab, die langen haben leere Sterigmata. Auf der linken Seite der Figur bei *r* hat das kurze Basidium eine Spore schon abgeworfen und ist eben dabei, die oberste abzustoßen. An der Basis der Spore wird gerade ein Wassertropfen ausgeschieden. Auf der gegenüberliegenden Seite der Figur hat ein kurzes Basidium zwei seiner Sporen abgestoßen, die beiden andern fallen bald ab, da der Wassertropfen schon hervorgetreten ist. Die Pfeile zeigen wieder die Richtung, in der die Sporen geschleudert werden. Die Pfeile zeigen auch die

Sporen an, die zunächst abfallen. Die Sporen des langen Basidiums *w* auf der linken Seite werden abgestoßen vor denjenigen des kurzen Basidiums *r*. Das kurze Basidium *v* kann nun seine Sporen ohne Hindernis abstoßen, da die Sporen an benachbarten langen Basidien verschwunden sind. Die Reihenfolge, in welcher 8 Basidien auf der rechten Seite der Figur ihre Sporen abstoßen, ist durch die Nummern 1 bis 8 angezeigt, die den Basidien innerhalb der Klammer gegenüber stehen. 3. *c*, Zone der Basidien, die alle Sporen abgestoßen haben. l = langes Basidium, s = kurzes Basidium, p = Paraphysen. Die einzelnen Teile sind noch nicht zusammengefallen. 4. *d*, Zone der Selbstverdauung. Hier sind die Zellen undeutlich und verflüssigt. Die Zellwände werden körnig und verschwinden. Das vorspringende Ende des langen Basidiums l ist wenig oder fast gar nicht verändert, während das kurze Basidium s stark zusammengeschrumpft ist. p = eine verschwindende Paraphyse. 5. *e*, der flüssige Streifen der Lamellenkante, welche die Produkte der Selbstverdauung und diejenigen Sporen enthält, welche aus irgend einem Grunde nicht normal abgestoßen wurden. An der oberen Seite dieser Zone sind die Umrisse der verschwindenden Basidien noch undeutlich durch Reihen kleiner Körner angedeutet. Einige von den vergeudeten Sporen, in der Flüssigkeit festgehalten, sehen normal aus, während andere zu klein, farblos oder nur teilweise gefärbt sind. Die vergeudeten Sporen bilden nur einen Bruchteil des Ganzen. Der Maßstab an der rechten Seite der Figur zeigt die Dimension jedes Teiles.

Ein multipler Klinostat.

Von

George Peirce.

Mit 2 Textfiguren.

Im Jahre 1907 veröffentlichte Van Harreveld[1]) eine geschichtliche Übersicht über die Entwicklung des Klinostaten. Darin richtete sich seine Kritik gegen alle Instrumente, die seinen eigenen vorausgingen. Sogar gegen die besten machte er Einwendungen, weil, wie er sagt, ihre Rotationsrate nicht einheitlich sei. Ob für ein Instrument, das für verhältnismäßig langsame Umdrehungen bestimmt ist, eine absolute oder eine möglichst absolute Rotationseinheit nötig ist, mag in Frage gezogen werden. Jedenfalls aber gibt es schwerer wiegende Einwendungen als die von Van Harreveld gemachten.

Abgesehen von der fundamentalen Frage, ob eine Pflanze, die auf einem Klinostaten rotiert, überhaupt in einem genügend normalen Zustande ist, um uns zu berechtigen, aus ihrem Verhalten Schlüsse auf die Einflüsse zu ziehen, unter denen sie sich in ihren gewöhnlichen, festen Stellungen befindet, sind keine Klinostate, die mir vor Augen gekommen sind oder von denen ich gehört habe, einwandsfrei, weil sie nur die Rotation einer einzigen Pflanze oder Kultur für jeden Versuch erlauben. Wenn wir den Klinostat überhaupt haben müssen, so benötigen wir einer ganzen Batterie; denn sonst ziehen wir aus einem einzigen Experiment einen allgemeinen Schluß. Die Wiederholung eines Experimentes kann seine Fortsetzung nur insoweit verbürgen, als es in gewissen, notwendigerweise weiten Grenzen kontrolliert werden kann.

Die Alternation zwischen mehreren oder zahlreichen Klinostaten ist gewöhnlich der Kosten wegen unausführbar. Ist Ungenauig-

1) Van Harreveld, Ph. D., Die Unzulänglichkeit der heutigen Klinostaten für reizphysiologische Untersuchungen. Recueil des Travaux Bot. Néerlandais: III, 1907.

keit in einem Klinostat gewiß ein Fehler, so ist es ebenso gewiß, daß, je billiger ein Klinostat ist, desto unzuverlässiger er ist.

Wenn der Besitz eines Instrumentes von großer Genauigkeit einem botanischen Institute möglich ist, so kann es gewiß nur eins oder höchstens zwei solcher besitzen. Hat es mehrere oder zahlreiche, so müssen die meisten minderwertig sein. Gewöhnlich ist der Gang keiner zwei Instrumente gleich und das nicht einmal innerhalb verhältnismäßig weiter Grenzen. Das Resultat ist Ungenauigkeit, und die daraus entstehenden Fehler mehren sich mit der Zahl der Instrumente.

Außerdem ist Zuverlässigkeit völlig so wichtig wie Genauigkeit. Dies gilt besonders von Experimenten, die sich über eine bedeutende Zeitlänge erstrecken müssen. Das Instrument muß nicht nur gleichmäßig, sondern auch ununterbrochen gehen, widrigenfalls der Fehler um so verhängnisvoller ist, je länger das Experiment gedauert hat.

Im Universitätsjahre 1905—06 benützte ich etwa 20 billige Klinostaten in einer Serie von Experimenten, die durch das Erdbeben vom 18. April 1906[1]) unterbrochen wurden.

Im folgenden Jahre begann ich mit der freundlichen Unterstützung von Dr. Durand, Professor der Maschinentechnik auf der hiesigen Universität, Versuche anzustellen mit einem einzigen Triebwerk, das bestimmt war, eine bedeutende Zahl von Pflanzen oder Kulturen gleichzeitig in Umdrehung zu setzen. Dieser Mechanismus ist seitdem nur wenig verändert worden; dagegen sind wiederholte Veränderungen bezüglich der Mittel der Kraftübertragung von dem Uhrwerk auf die Drehscheiben gemacht worden. Es ist nicht nötig, hier auf diese Veränderungen und späteren Verbesserungen einzugehen. Der Apparat ist in seiner gegenwärtigen Form hauptsächlich in Verbindung mit gewissen damit erzielten Resultaten beschrieben worden[2]). Dagegen habe ich eine eingehende Beschreibung des multiplen Klinostaten bis auf diese Gelegenheit gespart und zwar zu Ehren des Entwerfers desjenigen Klinostaten, der, wie allgemein anerkannt, die meiste Befriedigung gewährt, nämlich desjenigen von Pfeffer.

In der Vorbereitung für die Konstruktion eines multiplen Klinostaten, dessen Betrieb ich so gleichmäßig und so dauernd zuverlässig als möglich machen wollte, bin ich durch Überlegung von den Wasser- und Elektrizitätsmotoren abgekommen, weil diese durch

1) Peirce, G. J., Annals of Botany, Bd. 20, 1906.

2) Dudley Memorial Volume, Stanford University Publications, 1913.

Ströme betrieben werden, die nicht gleichmäßig und vielleicht nicht einmal konstant sind. Die Natur meiner Versuche verlangte sowohl eine konstante als auch eine gleichmäßige Kraft. Springfedern waren außer Frage, weil es sich um eine Kraft zur Bewegung von etwa 40 Drehscheiben handelte. Die einzig anzuwendende Kraft, die zugleich ununterbrochen, unveränderlich und einheitlich ist, war die Schwerkraft[1]). Diese konnte mittels Gewichte an Stahldrahtseilen von der Decke meines Laboratoriums herabhängend angewendet werden (s. Fig. 1 u. 2).

Ein Ende des Seiles ist an einer Schraube im Querbalken der Decke befestigt. Das Seil geht dann durch einen Stahlflaschenzug, der an einen Eisenstab geschmiedet ist, auf dem die Gewichte aufgereiht sind (s. Fig. 1). Diese Gewichte sind Scheiben aus Gußeisen und Blei. Ihr Totalgewicht beträgt etwa 215 kg. Von diesem Flaschenzug wird der Draht wieder nach oben geführt und geht durch eine zweite Stahlrolle, die an einer Schraube in der Decke hängt. Dann geht er wieder abwärts und wird an einer Trommel im Uhrwerk befestigt (Fig. 1). Die Achse dieser Trommel steht über den Rahmen des Uhrwerks und über die Kante des starken Tisches, an dem es festgeschraubt ist, vor. Das Ende der Achse ist viereckig und mit einer Kurbel versehen (Fig. 2), mit der das Uhrwerk aufgezogen wird. Durch das Aufwinden des Seiles auf die Trommel werden die Gewichte zur Decke emporgezogen. Die Trommel und die Kurbel werden durch den normalen Gang des Uhrwerks sowie durch einen gewöhnlichen Klammerhaken am Abwinden verhindert. Das Uhrwerk wird nur einmal täglich aufgezogen und läuft 28 Stunden. Die so gewonnene Kraft wird durch ein Triebwerk, wie es in den beiden Figuren erscheint, auf Zahnräder übertragen, die sich außerhalb des Uhrwerkrahmens am Ende einer der Achsen befinden (Fig. 2). Ein anderes Zahnradgetriebe, das auf dem einen Ende einer horizontalen Welle sitzt, greift in jenes ein. Auf der entgegengesetzten Seite der Welle greift ein weiteres Räderwerk in ein entsprechendes Getriebe auf einer vertikalen Welle ein. Diese vertikale Welle trägt gezahnte oder einfache Rädergetriebe in angemessener Höhe, um in andere entsprechende Räder an der ersten Drehscheibe jeder Reihe einzugreifen. Die Drehscheiben sitzen auf Regalen, die in die Fensternische eingebaut sind (s. Fig. 1 u. 2). Das Fenster ist oben mit einem undurchsichtigen, unten mit einem durchscheinenden Stoffe

1) Peirce, Textbook of Plant Physiology, p. 280 et seq., 1903.

verhangen. Die Kanten sämtlicher Drehscheiben sind gezahnt, und diese selbst sitzen in Kugelachsenbüchsen aus Gußstahl. Sie

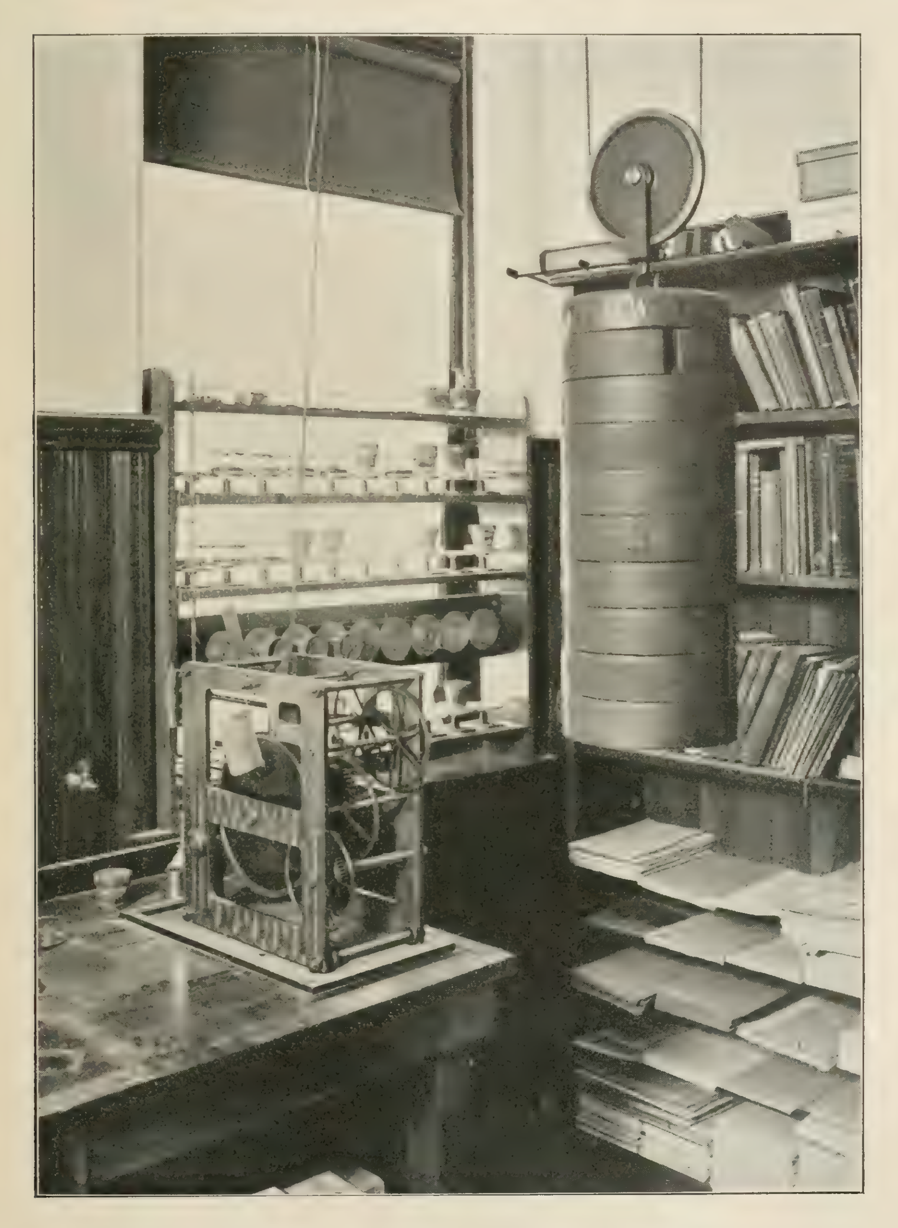


Fig. 1. Multipler Klinostat im Fenster des Laboratoriums.

Zeigt den Mechanismus, den Regulator und die Gewichte. Von einer Blitzlicht-Photographie.

werden so gestellt, daß sie ineinander eingreifen, ohne ineinander festzulaufen. Die Achse jeder Drehscheibe ist gekerbt und eine Schraube, die durch die Wand der Achsenbüchse geht und in die Einkerbung paßt, dient dazu, die Scheibe unter jedem möglichen Winkel festzuhalten. Wie die zwei Figuren zeigen, sind die Regale verschiebbar mit Ausnahme des obersten und untersten. In den Figuren erscheint das oberste Regal ohne Drehscheiben, es kann aber wie die übrigen mit solchen versehen werden.

Jedes Regal trägt 10 Drehscheiben. Die Rotationsgeschwindigkeit jeder Scheibe auf ein und demselben Regal ist gleich, doch kann die Geschwindigkeit der Scheiben auf den verschiedenen Regalen gleich oder verschieden sein, je nach dem Getriebe, das angebracht wird. So drehen sich z. B. in meinem Apparat die Scheiben der untersten Reihe mit einer Geschwindigkeit von vier ganzen Umdrehungen pro Minute und diejenigen der obersten mit einer solchen von einer pro Minute.

Wie Fig. 1 zeigt, geschieht die Regelung des ganzen Apparates durch einen Fächerregulator. Die Verbindung dieses Regulators mit dem übrigen Mechanismus ergibt sich aus der Photographie.

Es liegt auf der Hand, daß durch gegenseitiges Eingreifen jede Scheibe mit derselben Geschwindigkeit wie die ihr zunächst liegende, jedoch in entgegengesetzter Richtung rotiert, daß sich dagegen die alternierenden Scheiben in derselben Richtung bewegen. So ist es möglich, die Wirkung der Rotation in entgegengesetzter Richtung, z. B. in Beziehung auf die Zirkumnutation, auf eine bedeutende Zahl von Pflanzen gleichzeitig zu prüfen.

Das Uhrwerk ist mit Bolzen an den Tisch geschraubt und dieser gleicherweise an den Fußboden befestigt. Um jenes vor Staub zu schützen, wird es gewöhnlich bedeckt. Das Getriebe ist großenteils nach dem Normalmaß und für seinen besonderen Zweck zusammengesetzt. Der Rahmen, sowie die Scheiben und Büchsen mußten besonders gegossen werden.

Der Leichtigkeit halber sind die Scheiben aus einer Legierung von Aluminium und Zink, Alzink, gemacht.

Wie beide Figuren zeigen, ist eine Reihe der Drehscheiben so eingestellt, daß sie sich auf einer horizontalen Achse drehen. Die Kulturen werden durch Stäbe, die mit Haken versehen sind und die sich an geeigneter Stelle in mit Gewinden versehenen Löchern in die Scheiben einschrauben lassen, an Ort und Stelle gehalten. Dies läßt eine genau zentrale oder eine beliebig exzen-

trische Stellung zu. Durch entsprechende Veränderungen in der Stellung der Regale und in dem Getriebe auf der vertikalen Welle

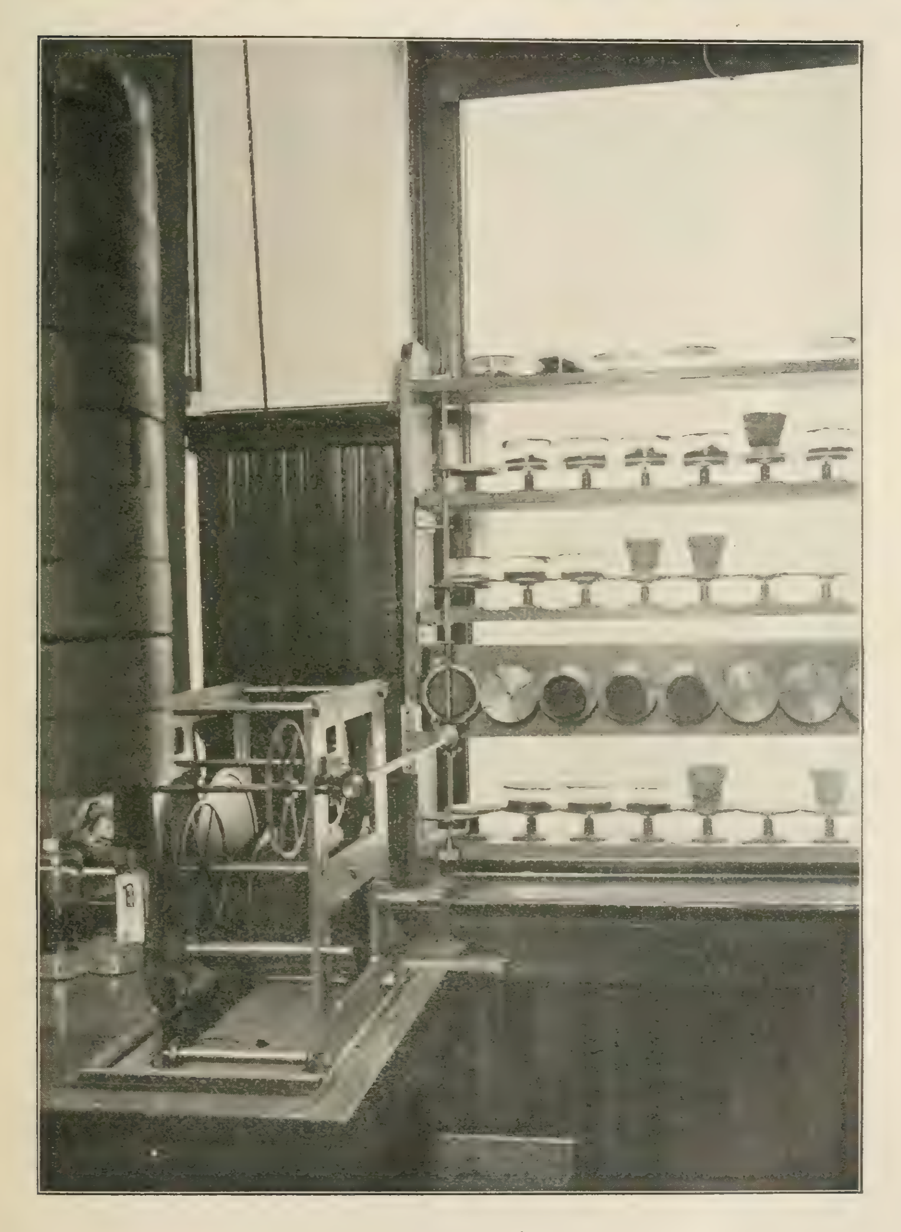


Fig. 2. Multipler Klinostat.

Zeigt Mechanismus. Transmission und Drehscheiben mit Kulturen. Von einer Blitzlicht-Photographie.

kann jeder beliebige Rotationswinkel zwischen der Vertikalen und der Horizontalen erlangt und festgehalten werden, und zwar nicht nur für eine Kultur, sondern für die ganze Reihe. Dies kann für jede Reihe von 10 Scheiben geschehen, ohne daß die andern Reihen dadurch beeinflußt werden.

Ich habe absichtlich eine Angabe über die Dimensionen der einzelnen Teile des multiplen Klinostaten unterlassen, denn sie wurden durch den mir in meinem Laboratorium zur Verfügung stehenden Raum und durch den Umfang der Gefäße, die ich zu gebrauchen wünschte, bestimmt.

Indem man von ungefähr 8 cm Durchmesser für die Drehscheiben ausgeht, kann man den übrigen Apparat den Verhältnissen jedes botanischen Institutes anpassen. Das Uhrwerk steht in meinem Laboratorium im rechten Winkel zu den Scheiben, die in Umdrehung versetzt werden; dies ist jedoch nicht wesentlich.

Es kann, soweit ich voraussehe, von jedem kompetenten Mechaniker hergestellt werden.

Ich wünsche an dieser Stelle den Herren Universitätsmechanikern Stevens und Banham meine Anerkennung für die Hilfe auszusprechen, die sie mir während des ganzen Versuchsstadiums zuteil werden ließen. Sie haben mit Ausdauer und Geschick die Veränderungen ausgeführt, die durch die Erfahrung im Laufe der Konstruktion notwendig oder wünschenswert erschienen.

Da dieser Apparat auf experimentellem Wege hergestellt werden mußte, waren die Kosten bedeutend. Seine Herstellung für das gewöhnliche botanische Institut sollte jedoch 800 Mark nicht übersteigen.

Mittels eines solchen Mechanismus können 40—50 Drehscheiben und Kulturen gleichzeitig, mit gleicher oder ungleicher Geschwindigkeit und in derselben oder in entgegengesetzter Richtung in Umdrehung versetzt werden. Und so fallen die Einwendungen gegen den Einzelversuch, wenn auch oft wiederholt, weg.

Wenn der Apparat gut konstruiert, richtig eingestellt und rein gehalten wird, so ist seine Rotation auffallend regelmäßig. Er ist so gut wie geräuschlos. Außerdem kann die gewonnene Kraft zu andern beliebigen Zwecken angewendet werden.

Es gereicht dem Unterzeichneten zur Freude, diesen multiplen Klinostat seinem Lehrer, dem Herrn Geheimrat Professor Dr. Wilhelm Pfeffer ergebenst zu widmen.

Dr. George J. Peirce, Professor der Pflanzenphysiologie
an der Leland Stanford Junior Universität, Kalifornien.

Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen.

Von

H. O. Juel.

Mit Tafel IV und V.

In der Entwicklung der Sporangien bei den Gefäßpflanzen spielen die Tapetenzellen eine sehr wichtige Rolle, denn alle Nahrung, die den heranwachsenden Sporen zugeführt wird, muß diese Zellschicht durchwandern. Daß es sich dabei um ein einfaches Durchfiltrieren gelöster Nährstoffe handeln sollte, ist kaum wahrscheinlich. Der Reichtum der Tapetenzellen an Plasma und Kernen verleiht ihnen eine große Ähnlichkeit mit Drüsenzellen und läßt vermuten, daß in ihnen irgend eine Synthese von speziellen Nahrungsstoffen vor sich geht. Auch ist es möglich, daß sie ein Enzym ausscheiden, das die Wandkomplexe der Tetraden auflöst, dies kann aber nur eine nebensächliche Aufgabe sein, denn jene Wandauflösung bildet nur eine sehr schnell vorübergehende Phase in der Entwicklung. In den meisten Fällen wird endlich die Tapetenschicht vor der Sporenreife gänzlich aufgelöst. Es handelt sich dabei oft nicht um ein Absterben und Eintrocknen, sondern um eine totale Resorption dieser Zellschicht. Die Stoffmengen, die ihre Zellen enthalten, werden dabei ohne Zweifel verwertet. Daß sie nach außen, in die Gewebe der Antherenwandung abgeleitet werden sollten, ist wohl wenig wahrscheinlich, vielmehr ist anzunehmen, daß die von den aufgelösten Tapetenzellen gelieferten Baustoffe in den Sporangienraum gelangen und beim Aufbau der Sporen in irgend einer Weise verwendet werden.

Einen lebhaften Eindruck von der wichtigen Rolle der Tapetenzellen bekommt man in denjenigen Fällen, wo diese Zellen ihre Selbständigkeit aufgeben und zu einer kontinuierlichen Plasma-

masse mit eingestreuten Kernen zusammenfließen, in welcher die Sporenmutterzellen, bezw. Sporen eingebettet liegen. Ein solcher den Sporangienraum ausfüllender Plasmakörper wird von Hannig (1911) Periplasmodium genannt. Dieser Forscher hat in einer Reihe von Abhandlungen sowohl eingehende eigene Untersuchungen über die Periplasmodiumbildung bei *Equisetum* und *Azolla* mitgeteilt, als auch eine Zusammenstellung von allem, was bis jetzt über Periplasmodien bei höheren Pflanzen überhaupt bekannt ist, gegeben. Man ersieht daraus, daß Periplasmodien bei allen untersuchten Pteridophyten-Gattungen auftreten, nur mit Ausnahme der Lycopodineen, d. h. der Gattungen *Lycopodium*, *Selaginella* und *Isoëtes*. Was die Psilotaceen betrifft, so bezweifelt Hannig (1911, S. 360), daß sie ein Periplasmodium bilden, obgleich Angaben von Bower und Wettstein dafür sprechen. Präparate von *Psilotum*, die ich verfertigt habe, zeigen aber, daß hier ein wohlentwickeltes Periplasmodium vorhanden ist, dessen Ursprung ich jedoch nicht verfolgt habe.

Bei Phanerogamen können Periplasmodien nur in den Mikrosporangien auftreten. Bei den Gymnospermen sind sie in keinem Falle nachgewiesen worden. In bezug auf die Angiospermen kommt Hannig (a. a. O., S. 358) zu dem Resultate, „daß die Tapetenzellen in der Regel aufgelöst werden und ein Plasmodium bilden.“ Er stützt sich hierbei fast ausschließlich auf Angaben von Strasburger. Er sagt nämlich: „Strasburger hat bei seinen ausgedehnten Untersuchungen eine große Reihe von Pflanzen aus den verschiedensten Familien (Potamogeton, Araceen, Liliaceen, Orchideen, Geraniaceen, Malvaceen, Passifloreen, Oenothereen, Polemoniaceen, Acanthaceen, Dipsaceen, Cucurbitaceen und Kompositen) untersucht und bei fast allen Plasmodiumbildungen beschrieben. Bei einigen wenigen (Ericaceen, Boraginaceen, Labiaten, Valerianeen und Campanulaceen) ist die Plasmodiumbildung nicht beschrieben. Da aber keine besondere Angaben über ein Fehlen derselben vorliegen, so ist es wahrscheinlich, daß diese Fälle kein abweichendes Verhalten zeigen.“ Einiges Bedenken erweckt zwar bei Hannig der Umstand, daß bei den in späterer Zeit von verschiedenen Amerikanern ausgeführten Untersuchungen über Pollenentwicklung, sowie in Coulter und Chamberlains „Morphology of Angiosperms“ ein Periplasmodium bei Angiospermen im allgemeinen nicht erwähnt wird. Nur in zwei Fällen, bei der Aracee *Symplocarpus* und der Komposite *Silphium*, sind von diesen Ver-

fassern Periplasmodien beschrieben worden. Auch die Beschreibung von *Lemna* könnte in derselben Weise gedeutet werden. Dagegen ist nur in einem Falle, bei *Sarracenia*, ausdrücklich angegeben worden, daß Tapetenzellen nicht zwischen die Pollenkörner einwandern, dies Verhältnis könnte jedoch vielleicht weiter verbreitet sein. „Soviel steht trotzdem fest", schließt Hannig, „daß das typische Verhalten bei den Pollenkörnern der Angiospermen die Auflösung der Tapete ist." Wahrscheinlich meint Hannig auch hier: Auflösung unter Bildung eines Periplasmodiums.

Die Arbeiten von Strasburger, auf welche sich Hannig beruft, sind offenbar „Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute" von 1882 und „Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute" von 1889. In diesen Abhandlungen wird nur von den folgenden angiospermen Pflanzen angegeben, daß die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern:

Arum (1882, S. 111), *Iris* (1882, S. 110), *Geranium* (1882, S. 94, 1889, S. 65), *Malva*, *Althaea* (1882, S. 89, 1889, S. 60), *Gaura* (1882, S. 97), *Oenothera* (1889, S. 39), *Passiflora* (1889, S. 57), *Cobaea* (1882, S. 108, 1889, S. 76), *Thunbergia* (1882, S. 105), *Scabiosa* (1882, S. 101), *Cephalaria* (1889, S. 69), *Cucurbita* (1882, S. 103, 1889, S. 72), *Senecio* (1882, S. 105, 1889, S. 50).

Diese Untersuchungen Strasburgers sind vor der Einführung der Mikrotomtechnik ausgeführt. Welcher Methoden er sich bedient hat, um die Auflösung der Tapetenzellen festzustellen, gibt er nicht an. In einer späteren Arbeit über Zellwände, „Die pflanzlichen Zellhäute" (Jahrb. für wiss. Botanik, 31, 1898), welche an Mikrotomschnitten ausgeführt ist, hat Strasburger keine Angaben über Plasmodiumbildung in den Pollensäcken gemacht.

Es ist aber unumgänglich notwendig, diese Verhältnisse an Mikrotomschnitten von gut fixiertem Materiale zu studieren. Frisches Material ist absolut untauglich. Wenn man nämlich den Inhalt eines Staubbeutels herauspreßt, bersten die Tapetenzellen und mischen ihren Inhalt mit den Pollenmutterzellen oder Pollenkörnern, wodurch ein Periplasmodium vorgetäuscht werden kann. Dies tritt sogar oft ein, wenn ein Staubbeutel bei der Fixierung verletzt wird. In einigen Schnittserien, z. B. von *Picea* und *Ulmus*, die keine Periplasmodien bilden, fand ich zwischen Pollenkörnern ziemlich viel Plasma mit zahlreichen Kernen. Eine nähere Untersuchung zeigte dann, daß der betreffende Pollensack eine Wunde

hatte. Auch gewöhnliches Alkoholmaterial ist zu diesen Untersuchungen ungeeignet, weil man mit dem Rasiermesser keine zusammenhängenden Schnitte davon bekommen kann, wenigstens nicht in den späteren Entwicklungsstadien.

Es dürfte hieraus hervorgehen, daß die ganze Frage nach dem Verhalten der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen einer neuen Prüfung bedarf. Ich werde hier versuchen, einige Beiträge zu dieser Frage zu liefern. Zum Gegenstand der Untersuchung wählte ich vorwiegend Repräsentanten solcher Familien, die Strasburger untersucht hat, um seine Angaben zu kontrollieren, dann aber auch einige andere beliebig gewählte Gattungen. Die Anzahl derselben ist recht bescheiden, ich hoffe aber hauptsächlich durch meine Arbeit anregend zu wirken, damit im allgemeinen dieser Frage mehr Aufmerksamkeit zugewendet wird, als bisher geschehen ist.

Inwieweit Schlüsse über natürliche Verwandtschaftsverhältnisse aus dem Vorkommen oder Fehlen eines Periplasmodiums gezogen werden können, darüber wird man sich erst dann eine Ansicht bilden können, wenn eine weit größere Anzahl von Familien in bezug auf diesen Punkt untersucht worden ist.

Es mag hier erwähnt werden, daß später über zwei neue Fälle von Periplasmodiumbildung berichtet worden ist, nämlich von Murbeck (1902, S. 7) bei *Ruppia* und Holmgren (1913, S. 62) bei *Butomus*.

Untersuchungsmethoden.

Das Blütenmaterial wurde, soweit möglich, so ausgewählt, daß mir von jeder Art eine Reihe von mehreren Entwicklungsstadien, von der Tetradenteilung an bis zur völligen Reife des Pollens, zur Verfügung stand. Bei Pflanzen mit sukzessiv aufblühenden Infloreszenzen ist dies leicht zu bewerkstelligen, indem man eine passende Reihe von Blüten aus einer einzigen Infloreszenz auf einmal aussuchen kann. Es ist aber schwieriger bei simultan blühenden Pflanzen, wie *Ulmus* oder *Syringa*, von welchen die Reihe durch mehrere aufeinanderfolgende Fixierungen hergestellt werden muß. Die Blütenknospen wurden vor der Fixierung unter der Lupe so vorsichtig als möglich von den Perigonblättern befreit.

Zum Fixieren benutzte ich fast ausschließlich Essig-Alkohol (1 Teil Eisessig, 4 Teile abs. Alkohol), der sich für diese Unter-

suchungen recht gut bewährt hat, indem er schnell eindringt und gut und gleichmäßig fixiert. Die Schnittdicke war 10 μ. Beim Aufkleben der Schnitte hätte ich gern das Eiweiß vermieden, wenn mir eine andere zuverlässige Methode bekannt gewesen wäre. Die Eiweißlösung wurde so dünn wie möglich aufgetragen, jedoch ließ sich nicht ganz vermeiden, daß kleine Ansammlungen von geronnenem Eiweiß hie und da auch in den Pollensäcken auftraten. Die Gefahr, daß man solche Eiweißfällungen für natürliche Inhaltkörper der Pollensäcke hält, ist jedoch nicht so groß, als man befürchten könnte, denn man lernt sie bald an ihrer charakteristischen Struktur erkennen, wenn man sie mit anderen solchen Ansammlungen außerhalb der Pollensäcke vergleicht.

Die Schnittserien wurden zuerst mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt. Bei der Differenzierung wurde darauf geachtet, daß die Tapetenzellen einen passenden Färbungsgrad bekamen. Daß die übrigen Gewebe dabei zu stark entfärbt, die Pollenkörner oft noch ganz schwarz sind, hat wenig zu sagen. Dann wurde mit einer mäßig starken Lösung von Lichtgrün in Nelkenöl nachgefärbt, um eine gute Wandfärbung zu bekommen, was hier wichtig war, da es galt, die Auflösung der Tapetenzellen zu verfolgen. Das Nelkenöl wurde in Toluol ausgewaschen, indem das Präparat mehreremale sehr rasch im Toluolgefäß auf und nieder getaucht wurde. Hierdurch wurde verhütet, daß das in Toluol unlösliche Lichtgrün in ausgefällter Form am Präparate haften blieb.

Anthurium cristallinum Linden. (Fig. 1, Taf. IV.)

Das Material stammt von einem Gewächshausexemplar. Leider fehlen mir jüngere Entwicklungsstadien, so daß ich die Tapetenzellen nicht beschreiben kann.

In meinen Präparaten enthalten die Pollensäcke schon junge Pollenkörner, die fibröse Schicht in der Antherenwand ist schon ausgebildet. An der Peripherie des Pollensackes liegt eine Plasmaschicht mit sehr großen Vakuolen, die vielleicht der Lage nach den einzelnen Tapetenzellen entsprechen. Innerhalb dieser liegt eine dichte Masse von Pollenkörnern. Zwischen der Pollenmasse und der Plasmaschicht ist keine Grenze zu sehen, der Pollen liegt offenbar direkt im Plasma, welches sich auch im Innern der Pollenmasse fortsetzt, wenn es auch hier spärlicher ist. Zahlreiche gut erhaltene, ziemlich große Kerne liegen im Wandplasma und zwischen

den Pollenkörnern. Der Pollensack ist also von einem typischen Periplasmodium erfüllt (Fig. 1).

Für Araceen sind Periplasmodien schon früher beschrieben worden, nämlich von Strasburger (1882, S. 111) bei *Arum maculatum* und von Duggar (1900, S. 90) bei *Symplocarpus foetidus.*

Galtonia candicans (Bak.) Dcne.

In jungen Antheren mit Pollentetraden sind die Tapetenzellen stark radial verlängert, sie sind nicht besonders plasmareich und enthalten in jedem Ende eine große Vakuole, in der Mitte eine Plasmaansammlung mit zwei Kernen.

Wenn die jungen Pollenkörner eben frei geworden sind, erscheint das Plasma der Tapetenzellen etwas dunkler, sonst sind sie wenig verändert. Der Pollensack enthält jetzt zwischen den Pollenkörnern eine ausgefällte Substanz, die nicht sehr reichlich ist und einen von Lichtgrün gefärbten feinen Schaum bildet. Sie kann vielleicht von den aufgelösten und dann beim Fixieren wieder gefällten Zellwandstoffen der Tetraden herrühren.

Während der hierauf folgenden Vergrößerung des Antherenfaches werden die Tapetenzellen zuerst isodiametrisch, dann allmählich sehr flach. Sie sind jetzt von dichtem und dunkel gefärbtem Plasma ziemlich gleichmäßig gefüllt. Die Substanz zwischen den Pollenkörnern hat jetzt an Menge und Dichtigkeit zugenommen, eine Sekretion aus den Tapetenzellen scheint daher stattgefunden zu haben.

Sobald die Pollenkörner sich mit Reservestoffen zu füllen beginnen, erscheinen die Tapetenzellen sehr flach gedrückt. Ihr Plasma verschwindet zuerst, dann die Kerne, zuletzt werden auch die Wände aufgelöst. Während dieser Vorgänge verändert sich das Aussehen der Substanz im Antherenraum, ihr Maschenwerk wird gröber und unregelmäßiger, sie nimmt dann an Menge ab und verschwindet allmählich.

Hyacinthus amethystinus L. (Fig. 2 u. 3, Taf. IV.)

Ein jüngeres Stadium ohne Wandverdickungen in der fibrösen Schicht und mit ausgewachsenen, aber noch einzelligen Pollenkörnern zeigt gut erhaltene und von dichtem Plasma gefüllte Tapetenzellen. Der Raum zwischen den Pollenkörnern wird von

einer feinwabigen, einigermaßen plasmaähnlichen Substanz eingenommen (Fig. 2).

In einem späteren Stadium mit ausgebildeter fibröser Schicht und zweizelligen Pollenkörnern sind die Tapetenzellen arm an Plasma geworden. Die ausgefällte Substanz bildet jetzt ein gröberes, aus dickeren Fäden zusammengesetztes Maschenwerk (Fig. 3).

In einer fast reifen Anthere sind keine Spuren mehr zu sehen weder von jener Substanz noch von der Tapete.

Da bei diesem Objekte die ausgefällte Substanz im Pollensack besonders reichlich auftritt, so versuchte ich ihre Natur durch einige Reaktionen zu prüfen. Vielleicht war aber das Material dazu nicht sehr geeignet, da es mit Platin-Chrom-Essig fixiert war.

Konzentrierte Salpetersäure gab keine Reaktion, auch nicht Millons Reagens. Bei Kochen in Ammoniak schwillt die Substanz, ohne sich zu lösen, durch Kochen in Kalilauge wird sie ziemlich vollständig gelöst. Jodjodkalium färbt die Substanz schwach gelblich, während die Tapetenzellen braun werden. Chlorzinkjod gibt keine Blaufärbung der Substanz, aber auch die Zellwände im Präparat wurden davon nicht gebläut.

Auch einige Färbemittel wurden versucht. Safranin färbte die Substanz hellrot mit einem Stich ins Gelbe, während Plasma und Kerne kirschrot erschienen. Methylenblau färbte die Substanz rotviolett, Plasma und Kerne gleichzeitig blau. Orange gab keine Färbung. Kongorot färbte die Substanz recht kräftig, und die Färbung blieb noch nach längerem Stehen in starkem Alkohol erhalten, obgleich sie dann in den übrigen Teilen des Präparats fast verschwunden war.

In den Dauerpräparaten ist die Substanz von Lichtgrün, nicht aber von Eisen-Hämatoxylin gefärbt, sie verhält sich also ungefähr wie die Zellwände. Sie kann schwerlich aus Plasma oder Eiweißstoffen bestehen, sondern wahrscheinlich aus zellwandähnlichen Körpern. Die Färbung mit Kongorot deutet auf Zellulose, das Verhalten gegen Safranin und Methylenblau eher auf Pektin. Vielleicht sind beide Stoffe zugegen.

Iris squalens L.

Die Pollenbildung ist bei dieser Art schlecht. Jüngere Stadien wurden nicht untersucht. In einem Stadium, wo die Pollenkörner schon ziemlich entwickelt sind, enthalten die flachen Tapetenzellen

noch Plasma und Kerne, stehen aber nicht mehr auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung. Später findet man von der Tapete nur leere Wände, stark zusammengedrückt.

Strasburger sagt (1882, S. 110) von *I. sibirica*: „Zur Zeit, da die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben usw.“ Wahrscheinlich ist diese Angabe irrtümlich.

Ulmus montana With. (Fig. 5 u. 6, Taf. IV.)

Fixierung: Platin-Chrom-Essig.

In einer Anthere mit einzelligen Pollenkörnern und dünnwandiger hypodermaler Schicht (Fig. 5) sind die Tapetenzellen fast isodiametrisch und mit dichtem Plasma gefüllt. Später werden sie flacher, ihr Inhalt wird spärlicher und beginnt desorganisiert zu werden. In einem Stadium mit zweizelligen stärkereichen Pollenkörnern und ausgebildeter fibröser Schicht (Fig. 6) sind von der Tapete meist nur die leeren Wände übrig geblieben.

An einigen Stellen in den Präparaten von dem jüngeren Entwicklungsstadium findet man zwischen den Pollenkörnern Plasma mit Kernen, das aus den Tapetenzellen stammt. Das Plasma ist aber intensiv und homogen gefärbt, weil es beschädigt worden ist. Es handelt sich nämlich nicht um Periplasmodiumbildung, sondern um die Folge einer Verwundung der Anthere bei der Fixierung. Durch die Verwundung sank der innere Druck im Antherenraum, und dies verursachte ein Platzen der Tapetenzellen an mehreren Stellen, so daß ihr Inhalt zwischen die Pollenkörner eindringen konnte.

Arabis alpina L. (Fig. 4, Taf. IV.)

Fixierung: Platin-Chrom-Essig: Färbung: Eisen-Hämatoxylin-Lichtgrün.

Das jüngste untersuchte Stadium hat einzellige Pollenkörner, die hypodermale Wandschicht ist schwach ausgebildet. Die Tapetenzellen sind fast isodiametrisch oder wenig abgeflacht und haben einen dichten ziemlich homogenen Inhalt. Zwischen den Pollenkörnern keine ausgefällte Substanz.

In älteren Antheren mit zweizelligen Pollenkörnern und ziemlich ausgebildeter fibröser Wandschicht finde ich die Tapetenzellen zum größten Teil schon verschwunden. Die Pollenkörner liegen aber jetzt in einer Substanz eingebettet, die einem vakuolen-

reichen Protoplasma außerordentlich ähnlich ist (Fig. 4). Kerne konnte ich in diesem Plasma nicht entdecken, wenn sie vorhanden sind, so treten sie jedenfalls nicht durch stärkere Färbung hervor, sie dürften daher entweder schon aufgelöst oder doch stark rückgebildet sein. Die Substanz färbt sich wie Plasma, also hellgrau, ohne grüne Färbung. Sie kann nichts anderes sein als der herausgeflossene Inhalt der Tapetenzellen. Daß es sich hier nicht um eine von der Tapete sezernierte Substanz handelt, geht sowohl aus ihrem Aussehen und ihrer Färbungsweise hervor, als auch aus dem Umstande, daß vorher, als die Tapetenzellen noch erhalten waren, keine Spur einer ausgefällten Substanz im Antherenraum zu entdecken war.

Sehr bald nach diesem Stadium ist die Anthere reif, die Scheidewand in der Theka reißt ein. Von jener Substanz ist dann nichts mehr zu sehen.

Der Vorgang bei *Arabis* ist mit der Bildung eines Periplasmodiums in dem wesentlichen Punkte identisch: die Tapetenzellen fließen zu einer einheitlichen Masse zusammen, in welcher die Pollenkörner eingebettet sind. Es bestehen aber auch wichtige Unterschiede von einem echten Periplasmodium. Der Vorgang wird hier nicht durch Formveränderungen der Tapetenzellen vorbereitet; kurz vor ihrer Auflösung sieht es vielmehr so aus, als ob sie sich wie bei *Ulmus* entleeren sollten. Ihre Auflösung geschieht auch zu einem so späten Zeitpunkt, daß eine Rückbildung ihres Inhalts schon begonnen hat, was sich besonders dadurch kundgibt, daß die Kerne nicht mehr sichtbar sind. Ein echtes Periplasmodium ist dies daher nicht.

Linum austriacum L. (Fig. 7 u. 8, Taf. IV.)

Ich beginne mit einem Stadium, das Tetraden mit dicken und von Lichtgrün stark gefärbten Wandkomplexen enthält. Die Tapetenzellen sind isodiametrisch oder ein wenig radial gedehnt und enthalten ein nicht sehr reichliches Plasma, das einen großen Saftraum einschließt.

Ein Stadium mit eben freigewordenen, sehr dünnwandigen Pollenkörnern. Die Tapetenzellen sind etwas reicher an Plasma geworden. Außer den Pollenkörnern enthält jetzt der Antherenraum eine nicht sehr reichliche, sehr fein netzförmige oder wabige Substanz, die von Lichtgrün deutlich gefärbt ist. Ich vermute, daß sie aus den aufgelösten Tetradenwänden stammt.

Späteres Stadium mit dickwandigerem, noch einkernigem Pollen. Die Tapetenzellen zeigen häufig eine nach innen gewölbte Wandung, an anderen Stellen sind sie flach und zusammengefallen, was aber vielleicht durch die Fixierung hervorgerufen ist. Die Substanz im Antherenraume hat abgenommen und ist meist zu dünnen Häutchen zusammengeflossen.

Ein folgendes Stadium zeigt zweizellige Pollenkörner, aber in der Antherenwand noch keine Differenzierung des Hypoderms. Die Tapetenzellen erscheinen zum großen Teil flachgedrückt, ärmer an Plasma und mit etwas rückgebildeten Kernen. An einigen Stellen dagegen erheben sie sich und schieben sich zwischen die Pollenkörner ein. Auch kommt es vor, daß eine Partie der Tapetenschicht zerflossen und in den Antherenraum eingedrungen ist, wo sie die Pollenkörner umgibt. Die Kerne erscheinen dabei dunkel und abgestorben (Fig. 8).

Sobald in der Antherenwand die hypodermale Schicht sich zu differenzieren anfängt, sind die Tapetenzellen gänzlich verschwunden. Auch ihr Plasma ist zum größten Teil resorbiert, im Antherenraum sind davon nur spärliche Reste vorhanden, meist in der Gestalt dünner Häutchen, die zwischen der Wand und den Pollenkörnern ausgespannt sind. Sobald die fibröse Schicht ausgebildet ist, enthält der Antherenraum nichts als Pollenkörner.

Auch bei *Linum* ereignet sich etwas, das einer Periplasmodiumbildung sehr nahe kommt. Das aus den Tapetenzellen herausfließende Plasma ist aber ohne Zweifel schon im Absterben begriffen, und eine zusammenhängende, den Antherenraum ausfüllende Plasmamasse wird wahrscheinlich nie gebildet. Von einem wirklichen Periplasmodium kann daher auch bei *Linum* keine Rede sein.

Geranium.

Strasburger untersuchte *G. cristatum* und *sanguineum* und macht darüber 1882 (S. 94) folgende Angabe: „Ist das Pollenkorn in seiner äußeren Gestaltung vollendet, so geben die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit auf und wandert ihr Plasma zwischen die Pollenzellen ein. Auch bei *Geranium* hatten sich die Tapetenzellen zuvor bedeutend vergrößert und die nächst äußere Zellenschicht der Antherenwandung, wenn auch hier relativ spät, zerquetscht. Das Einwandern der Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner erfolgt hier auf verhältnismäßig vorgerücktem Entwicklungsstadium."

Ich untersuchte *G. silvaticum* L. und *lividum* (Pers.) L'Hér. Das teils mit Platin-Chrom-Essig, teils mit Zink-Essig-Alkohol fixierte Material lieferte aber nur ziemlich schlechte Präparate. Jedoch kann ich aus diesen Präparaten ersehen, daß kein wirkliches Periplasmodium gebildet wird, sondern daß es sich hier ungefähr wie bei *Linum* verhält. Das Zerfließen der Tapetenzellen tritt, wie Strasburger es angibt, sehr spät ein, und fällt mit ihrer Desorganisation zusammen.

Aesculus hippocastanum L.

Fixierung: Platin-Chrom-Essig.

Im Stadium der Tetradenteilung ist der Antherenraum bei dieser Art ungemein groß. Die Pollenmutterzellen sind zwar recht zahlreich, füllen aber den Raum bei weitem nicht aus. Der übrige Raum enthält ziemlich viel von einer feinfädig-netzförmigen Substanz, welche also hier in einem früheren Stadium als gewöhnlich auftritt. Die Tapetenzellen sind ziemlich groß und führen schon ein sehr dichtes und dunkles Plasma.

Wenn die Pollenkörner ziemlich ausgewachsen sind, die fibröse Schicht aber noch keine Verdickungen zeigt, sind die Tapetenzellen noch ziemlich gesund und inhaltsreich, die Substanz im Antherenraum ist dann verschwunden.

Später verlieren die Tapetenzellen allmählich ihren Inhalt und fallen zusammen. Schließlich bildet die Tapete nur ein dünnes Häutchen, in welchem die Kernreste als schwarze Punkte erscheinen.

Lavatera trimestris L. (Fig. 9—11, Taf. IV.)

In jungen Antheren mit Tetraden bildet die Tapete eine geschlossene und ebene Schicht von ziemlich isodiametrischen Zellen mit dichtem und dunkel gefärbtem Inhalt und zwei bis vier Kernen.

In einem Stadium mit jungen Pollenkörnern, die schon mit Stacheln besetzt sind, enthält der Antherenraum eine spärliche, feinkörnige oder feinfädige, von Lichtgrün gefärbte Substanz, die vielleicht von den aufgelösten Tetradenwandungen stammt. Die Tapete zeigt die ersten Vorbereitungen zur Periplasmodiumbildung, indem sich ihre Zellen voneinander isoliert haben, so daß die Tapete keine geschlossene Schicht mehr darstellt. Die radialen

und inneren Zellwände dieser Schicht sind dabei aufgelöst worden (Fig. 9).

Ein späteres Stadium mit dickwandigen Pollenkörnern. Die Substanz im Antherenraum ist fast verschwunden. In den Tapetenzellen entstehen große Vakuolen im basalen Teil, das Plasma mit den Kernen sammelt sich dabei im entgegengesetzten Ende, wobei die Zelle sich oft schnabelförmig nach innen verlängert und zwischen die Pollenkörner eindringt. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind im allgemeinen noch zu sehen (Fig. 10).

Etwas älteres Stadium. Pollenkörner noch einzellig und ziemlich arm an Inhalt. Die Tapetenzellen sind jetzt mit ihren Spitzen soweit vorgedrungen, daß sie sich von entgegengesetzten Seiten in der Mitte begegnen. An der Peripherie sind ihre leeren basalen Teile noch zu erkennen, ihre plasmareichen und kernhaltigen Teile bilden einen zentralen Körper, in welchem die Pollenkörner eingebettet liegen. Das Periplasmodium ist jedoch nicht fertig, denn an vielen Stellen sind Grenzen zwischen den einzelnen Zellen deutlich zu sehen.

Sobald die Pollenkörner etwas inhaltsreicher geworden sind, die fibröse Schicht der Antherenwand aber noch keine Verdickungen zeigt, scheint das Periplasmodium im Höhepunkt seiner Entwicklung zu stehen. Das Plasma bildet um jedes Pollenkorn eine dünne Schicht, die von seinen Stacheln durchbohrt wird und wie ein Sieb aussieht. Wo diese Plasmaschichten einander berühren, fließen sie zusammen. Jedoch findet man hie und da im Plasmodium Spalten, die darauf deuten, daß das Zusammenfließen der Zellen nicht immer vollständig ist. Das Plasma enthält zahlreiche ziemlich unveränderte Kerne. Das Periplasmodium reicht bis an die Antherenwand, bildet aber hier an vielen Stellen nur eine dünne Haut, die von der zentralen Masse durch große leere Räume getrennt ist (Fig. 11).

Sobald sich die Anthere ihrer Reife nähert, die Pollenkörner mit Stärke gefüllt sind, und die fibröse Schicht ausgebildet ist, beginnt die Desorganisation des Periplasmodiums, seine Kerne sind schwarze Klumpen geworden, und sein Plasma ist grobkörnig. In der reifen Anthere ist vom Periplasmodium nichts mehr übrig.

Ich untersuchte auch diese Verhältnisse bei einem Gewächshausexemplar von *Hibiscus rosa sinensis* L. Die früheren Entwicklungsstadien zeigen die eben bei *Lavatera* beschriebenen Verhältnisse. Das Periplasmodium ist aber sehr substanzarm und

bildet ein Maschenwerk von sehr dünnen Häutchen, dessen Maschen von den Pollenkörnern ausgefüllt werden.

Strasburger (1882, S. 89, 1889, S. 60) hat schon für *Malva* und *Althaea* angegeben, daß die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern.

Tilia ulmifolia Scop. und *platyphyllos* Scop.

Junge Antheren von *T. ulmifolia* mit eben frei gewordenen Pollenkörnern haben eine Tapete von ziemlich isodiametrischen Zellen mit dichtem, dunkelgefärbten Inhalt.

Ältere Stadien von *T. platyphyllos* zeigen Tapetenzellen mit erheblich spärlicherem Inhalt, während die Wände noch erhalten sind. In fast reifen Antheren sieht man hie und da leere Tapetenzellen oder Fetzen von ihren Zellwänden.

Passiflora sp.

Das Material stammt von einem Gewächshausexemplar mit reichlicher Pollenbildung.

In den jüngsten untersuchten Antheren sind die Zellwände der fibrösen Schicht noch unverdickt, die Pollenkörner zweizellig, aber arm an Inhalt. Die Tapetenzellen sind schon ziemlich flach und führen einen dichten, ziemlich kräftig gefärbten Inhalt und gut erhaltene Kerne. Im Antherenraum ist eine fein netzförmige, von Lichtgrün kräftig gefärbte Substanz reichlich vorhanden.

In Antheren mit Wandverdickungen in der fibrösen Schicht und von Stärke gefüllten Pollenkörnern sind die Tapetenzellen noch flacher geworden. Sie sind weniger reich an Inhalt, ihre Kerne scheinen noch gesund. Die ausgefällte Substanz ist gröber und weniger dicht als vorher.

Ältere Stadien konnte ich nicht untersuchen. Strasburger (1889, S. 57) behauptet, daß die Tapetenzellen bei *P. caerulea* ihre Selbständigkeit aufgeben und zwischen die Pollenkörner einwandern. Ich muß aber dies für weniger wahrscheinlich halten.

Gaura Lindheimeri Engelm.

Nach erfolgter Tetradenteilung in den Pollensäcken erscheinen die Tapetenzellen isodiametrisch und von stark färbbarem Plasma dicht gefüllt.

In den folgenden Entwicklungsstadien schrumpfen die Antheren erheblich bei der Präparation zusammen, und die jungen Pollenkörner werden dabei ziemlich stark deformiert. In Antheren, deren fibröse Schicht schon großzellig ist, aber keine Wandverdickungen zeigt, sind die Tapetenzellen stark zusammengedrückt, enthalten aber ein dichtes Plasma. Zwischen den Pollenkörnern treten jetzt von Lichtgrün gefärbte Fäden auf, wahrscheinlich sind dies die Viscinfäden.

Sobald die fibrösen Zellen der Antherenwand ihre Verdickungen bekommen haben, die Pollenkörner aber noch sehr inhaltsarm sind, hat in den Präparaten die Tapete sich häufig von der Wand losgelöst und bildet einen den Pollenhaufen dicht umschließenden Mantel. Ihre Zellen sind jetzt arm an Inhalt, stellenweise fast leer. Wenn diese Ablösung der Tapete kein Artefakt, sondern ein natürlicher Vorgang ist, und es sieht allerdings danach aus, so erinnert dies einigermaßen an das Verhalten bei den Polypodiaceen.

Strasburger behauptet, daß bei *Gaura biennis* (1882, S. 97) und *Oenothera biennis* (1889, S. 38) die Tapetenzellen ungefähr bei dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium zwischen die Pollenkörner einwandern. Ich fand kein Anzeichen davon bei der untersuchten Art. Etwas später, wenn die Pollenkörner Reservestoffe zu speichern begonnen haben, sind die Tapetenzellen gänzlich resorbiert.

Die Viscinfäden treten in den späteren Stadien wenig hervor, weil sie sich den Pollenkörnern anschmiegen und wenig färbbar sind.

Anthriscus silvestris (L.) Hoffm.

Im Tetradenstadium sind die Tapetenzellen isodiametrisch und mit stark färbbarem Plasma dicht gefüllt. Sie werden während der folgenden Entwicklung abgeflacht. In dem Stadium, wo die fibröse Zellschicht ihre Wandverdickungen bekommen hat, sind sie noch ziemlich reich an Inhalt. Erst zu einem Zeitpunkt, wo die Scheidewand der Theka aufgebrochen war, fand ich die Tapetenzellen zum großen Teil fast leer. Ihre Zellwände waren dabei gut erhalten.

Syringa vulgaris L.

In Antheren mit ausgewachsenen, aber einzelligen Pollenkörnern und ohne Wandverdickungen der fibrösen Schicht sind

die Tapetenzellen nicht oder wenig abgeflacht und haben einen dichten und dunkelgefärbten Inhalt.

Ältere Antheren mit fast reifen, stärkereichen Pollenkörnern und mit Verdickungen an den Wänden der fibrösen Schicht zeigen eine Tapete aus sehr flachen Zellen mit geringem und wenig färbbarem Zellinhalt. Nichts deutet also auf Periplasmodiumbildung.

Spigelia splendens Wendl.

Das Material stammt von einer Gewächshauspflanze mit guter Pollenbildung.

Jüngere Antheren ohne Wandverdickungen in der fibrösen Schicht haben schon ziemlich flache Tapetenzellen, die noch ziemlich reich an färbbarem Inhalt sind. Sobald die Wandverdickungen der fibrösen Schicht sichtbar sind, erscheinen die Tapetenzellen noch flacher und arm an Inhalt. In fast reifen Antheren sind sie zum großen Teil verschwunden, nur hier und da sieht man einige leere Zellwände, die dieser Schicht gehören.

Polemonium caeruleum L.

Außer meinen eigenen Präparaten untersuchte ich von dieser Art auch einige Präparate von Alkohol-Essig-Material, die mir Dr. G. Samuelsson freundlichst überließ. In jungen Antheren mit Tetraden ist die Tapete sehr schön und kräftig entwickelt. Wo diese Zellschicht am dicksten ist, sind ihre Zellen palisadenförmig. Sie führen einen dichten ziemlich stark färbbaren Inhalt. Wenn die jungen Pollenkörner frei geworden sind, erscheint die Tapete wenig verändert, nur sind ihre Zellen etwas niedriger geworden.

In einem späteren Stadium, jedoch mit noch einzelligen Pollenkörnern und ohne Wandverdickungen in der fibrösen Schicht, sind die Tapetenzellen sehr abgeflacht, ihr Plasma erscheint etwas weniger dicht als vorher.

Sobald die Pollenkörner zweizellig geworden sind und die Wandverdickung der fibrösen Schicht eben angefangen hat, sind die Tapetenzellen an vielen Stellen schon verschwunden, an anderen Strecken sind sie erhalten, zusammengedrückt. Die Wände der Tapetenzellen sind bei *Polemonium* immer sehr zart, und in diesem Stadium kam es mir vor, als ob an einigen Stellen das Plasma

aus gewissen Zellen herausgeflossen wäre. Ich kann aber dies nur als eine zufällige Erscheinung auffassen.

Cobaea scandens Cav. (Fig. 12 u. 13, Taf. IV.)

Wenn die Kerne der Pollenmutterzellen sich in der Prophase befinden, bildet die Tapete schon eine recht dicke Schicht aus schmalen, mehr oder weniger palisadenförmigen Zellen mit recht dichtem Zellinhalt und zwei oder mehreren kleinen Kernen. Im Tetradenstadium hat die Tapetenschicht noch an Dicke zugenommen, jedoch nicht gleichmäßig, da einige Partien weiter in den Raum hineinragen. Ihre Zellen sind jetzt breiter, die Kerne größer, das Plasma erscheint noch dichter.

Das nächste Stadium zeigt schon große Pollenkörner mit angelegter Wandskulptur, die fibröse Schicht hat noch keine Wandverdickungen. Die Tapete hat jetzt ein sehr unregelmäßiges Aussehen, einige Zellen sind gegen die angrenzenden Pollenkörner flachgedrückt, andere zeigen eine nach innen gewölbte Kontur und haben sich seitlich voneinander isoliert, noch andere senden schlauchförmige Ausstülpungen zwischen die Pollenkörner hinein (Fig. 12). Die Zellen haben einen dichten Inhalt und sind nicht vakuolisiert, und ihre Kerne sind gut erhalten. Die Zellwände sind dagegen dem Anscheine nach aufgelöst. Zwischen den Pollenkörnern findet sich ziemlich viel von einer fein netzförmigen Substanz, die von Lichtgrün gefärbt ist. Wahrscheinlich ist es derselbe Stoff, der sich an den Pollenkörnern niedergeschlagen hat, besonders am Boden der Gruben in der Exine.

In einem etwas späteren Stadium sah ich einige Auswüchse der Tapetenzellen schon bis ins Zentrum vordringen. Wenn dies Hineinwachsen der Tapetenzellen seinen Höhepunkt erreicht hat, sind schon fibröse Verdickungen sowohl im Hypoderm als in den ein bis zwei folgenden Schichten vorhanden (Fig. 13). Das Plasma der Tapetenzellen füllt jetzt die engen Zwischenräume zwischen den Pollenkörnern vollständig aus. Eine totale Verschmelzung der Tapetenzellen dürfte jedoch nicht erreicht werden, denn an mehreren Stellen in diesen Präparaten sah ich die sich begegnenden Schläuche der Tapetenzellen deutlich voneinander geschieden. Die Kerne scheinen jetzt schon mehr oder weniger desorganisiert zu sein, und auch das Plasma zeigt eine gröbere Struktur, die einen beginnenden Zerfall andeutet. In einem benachbarten Fache derselben Anthere ist das Plasma schon zum größten Teil zu grob-

körnigen Massen zerfallen. Die ausgefällte Substanz liegt in diesen Antheren fast nur als grobkörnige Schicht am Boden der Gruben in der Exine.

Strasburgers Angabe (1889, S. 76) über diese Art lautet folgendermaßen: „Zwar geben hier die Tapetenzellen erst relativ spät ihre ganze Selbständigkeit auf, doch kann man konstatieren, daß frühzeitig schon aus denselben Cytoplasma zwischen die jungen Pollenkörner eindringt." Wahrscheinlich meint er hiermit die hineinragenden Ausstülpungen der Tapetenzellen.

Thunbergia alata Boj.

Das jüngste untersuchte Stadium zeigt in einigen Antheren Tetraden, in anderen eben freigewordene Pollenzellen. Der Antherenraum enthält schon eine mehr oder weniger deutlich netzförmige, von Lichtgrün gefärbte Substanz, welche da reichlicher auftritt, wo die Tetradenwandungen aufgelöst sind, und welche wahrscheinlich von diesen stammt. Die Tapetenzellen sind zum größten Teil schon ziemlich flach; etwas radial verlängert sind sie aber an der Stelle, wo die Scheidewand eine plazentaähnliche Wucherung in den Antherenraum sendet. Sie sind überall von färbbarem Plasma dicht gefüllt.

In Antheren mit zweizelligen, aber noch inhaltsarmen Pollenkörnern erscheinen die Tapetenzellen etwas zusammengedrückt. Ihr Inhalt ist weniger dicht.

Wenn die Pollenkörner sich mit Reservestoffen angefüllt haben und zu reifen beginnen, verlieren die Tapetenzellen allmählich ihren ganzen Inhalt, nur die Kerne bleiben lange erhalten. Die im Antherenraum ausgefällte Substanz verschwindet allmählich. Sobald die Scheidewand der Theka resorbiert worden ist, sind von den Tapeten nur hier und da Zellwandreste zu finden.

Strasburger scheint eine Periplasmodiumbildung bei *Thunbergia* anzunehmen, er sagt nämlich (1882, S. 105): „Die Tapetenzellen von *Thunbergia alata* zeigen vor Aufgabe ihrer Gestalt schöne Kernfragmentationen." Meine Beobachtungen geben aber keinen Anhalt für diese Ansicht.

Galium cruciata L. (Fig. 14, Taf. V).

Im Stadium der Tetraden sind die Tapetenzellen schon ziemlich groß, isodiametrisch, und enthalten eine oder zwei größere

Vakuolen. Nach der Auflösung der Tetraden tritt im Antherenraum eine fädige, von Lichtgrün gefärbte Substanz auf.

Sobald die Pollenkörner ausgewachsen sind, verändert sich das Aussehen der Tapetenschicht. Ihre Zellen sind sehr reich an stark färbbarem Plasma, dies ist jedoch nur in der inneren (an den Antherenraum grenzenden) Hälfte der Zelle gesammelt, die äußere Hälfte wird von einer großen Vakuole eingenommen (Fig. 14). Die Zellwände sind wahrscheinlich zum großen Teil aufgelöst, und die Zellen sind häufig seitlich voneinander isoliert. Das Plasma der Tapetenzellen wölbt sich nach innen hervor und entsendet hierbei zwischen die Pollenkörner und in den Antherenraum Vorsprünge von sehr wechselnder Gestalt. Diese erinnern an die Pseudopodien der Myxomycetenplasmodien. Zuweilen sieht man sie in einen dünnen Faden auslaufen, der am Ende zu einem kleinen Tropfen anschwillt. Die ausgefällte Substanz im Antherenraum ist jetzt sehr spärlich geworden.

Obgleich das eben beschriebene Entwicklungsstadium ganz so aussieht, als ob Vorbereitungen zur Bildung eines Periplasmodiums getroffen würden. so wird doch kein solches gebildet. Die Tapetenzellen sinken nach dieser Phase wieder zusammen. In einem nur wenig älteren Stadium, wo die Verdickungsleisten der fibrösen Zellen kaum deutlich sind, bildet die Tapete eine sehr dünne Schicht von stark abgeflachten Zellen mit stark reduziertem Inhalt. Ihre freie Innenfläche scheint auch jetzt von keiner Zellwand bekleidet zu sein. Im Antherenraum tritt wieder eine ausgefällte, mit Lichtgrün sich färbende Substanz auf.

Ehe noch die Pollenkörner zweizellig geworden sind, ist die ganze Tapetenschicht gänzlich verschwunden. Auch die ausgefällte Substanz ist dann resorbiert.

Was dies eigentümliche Verhalten der Tapete bei *Galium* bedeutet, ist schwierig zu beurteilen. Es hat ja den Anschein, als ob ein Teil vom Plasma der Tapetenzellen in der Form von Pseudopodien oder Tröpfchen in den Antherenraum ausgegossen würde. Ich wage jedoch nicht zu behaupten, daß es sich so verhält.

Lonicera caerulea L. (Fig. 15 u. 16, Taf. V.)

Sobald die Tetraden gebildet sind, erscheint die Tapete als eine ebene und kontinuierliche Zellschicht aus ziemlich großen und inhaltreichen Zellen.

Bald nachher, während der Tetradenauflösung, beginnen die Vorbereitungen zur Periplasmodiumbildung. Die Tapetenzellen, die jetzt einen noch dichteren Inhalt führen, haben ihre Zellwände aufgelöst, so daß sie in den Präparaten leicht auseinanderfallen. Sie wölben sich nach innen hervor und senden hier und da schnabelförmige Fortsätze zwischen die Pollenkörner hinein (Fig. 15).

Antheren mit großen, noch einzelligen Pollenkörnern enthalten schön ausgebildete Periplasmodien mit überall eingestreuten Kernen. In einigen, die offenbar jüngere Stadien darstellen, sind im Zentrum Grenzen zwischen den einzelnen Zellen zu sehen, in anderen ist aber die Verschmelzung vollständig (Fig. 16).

Wenn die Pollenkörner zweizellig geworden sind und Verdickungsleisten in den fibrösen Zellen aufzutreten anfangen, sind vom Plasmodium nur Fetzen zwischen den Pollenkörnern zurückgeblieben.

Sambucus ebulus L.

Mein Material von dieser Art ist unvollständig. In einem Stadium mit ausgewachsenen, aber inhaltarmen Pollenkörnern bildet die Tapete noch eine ebene und kontinuierliche Schicht von nur wenig abgeflachten, plasmareichen Zellen. In etwas älteren Antheren mit fibrösen Verdickungen der Wand ist die Form der Tapetenzellen kaum verändert, ihr Zellinhalt ist aber weit spärlicher geworden. Nichts deutet darauf, daß hier ein Periplasmodium gebildet werden sollte.

Viburnum lantana L.

Von dieser Art habe ich nur ältere Antheren mit fast reifen Pollenkörnern und mit Verdickungsleisten in der fibrösen Zellschicht untersucht. In einigen sind die Tapetenzellen noch vollkommen erhalten, sie sind aber ziemlich flach und enthalten fast kein Plasma. In anderen sind sie ganz zusammengedrückt und bilden eine dünne Haut, in welcher hier und da die schwarzen Kernreste eingeschlossen liegen. Also kein Periplasmodium.

Valeriana officinalis L. (Fig. 17—19, Taf. V.)

In jungen Antheren mit ungeteilten Pollenmutterzellen bildet die Tapete eine ziemlich ebene Schicht von fest zusammengefügten Zellen mit wenig dichtem und nicht besonders stark färbbarem Plasma.

Im Tetradenstadium sind die Tapetenzellen etwas größer geworden, sie wölben sich häufig nach innen hervor und haben sich zum Teil voneinander isoliert. Ihr Plasma enthält viele Vakuolen und erscheint noch heller als vorher (Fig. 17).

In Antheren mit ziemlich kleinen Pollenkörnern wird die Periplasmodiumbildung eingeleitet. Die Tapetenzellen senden jetzt Fortsätze aus, die sich zwischen die Pollenkörner hineinzwängen, sich dabei häufig verzweigen und recht wechselnde Gestalten annehmen können. Das Plasma dieser Fortsätze ist dicht und homogen. Ein Teil der Zellkerne tritt in sie herein (Fig. 18).

In einem nur wenig späteren Stadium scheint das Periplasmodium schon fertig gebildet zu sein. Jedoch sind die Zwischenräume zwischen den Pollenkörnern in diesen Antheren noch so eng, daß es schwierig ist, festzustellen, ob die Grenzen zwischen den Zellen überall schon verwischt sind. Die Kerne sind sehr zahlreich und gleichmäßig verteilt,

Wenn die Pollenkörner zweizellig geworden, noch aber recht arm an Inhalt sind, und die fibröse Zellschicht aus ziemlich großen, jedoch dünnwandigen Zellen besteht, erscheint das Periplasmodium in seiner schönsten Entfaltung. Der Raum im Pollensack hat jetzt zugenommen, so daß die Pollenkörner nicht mehr so gedrängt liegen, und man sieht nunmehr deutlich, daß eine ununterbrochene Plasmamasse den ganzen Raum ausfüllt (Fig. 19). Die Kerne sind unverändert.

In einem Stadium, wo Verdickungsleisten in der fibrösen Schicht auftreten, die Pollenkörner aber noch wenig Inhalt führen, ist das Periplasmodium schon in Rückbildung begriffen. Sein Plasma ist spärlich und zeigt Lücken, die Kerne bilden meist schwarze Klumpen. Sobald sich die Pollenzellen mit Reservestoffen angefüllt haben, ist vom ganzen Periplasmodium nichts mehr zu sehen.

Knautia silvatica (L.) Dub. (Fig. 20, Taf. V.)

Wenn die Pollensäcke Tetraden enthalten, sind die Tapetenzellen schon ziemlich groß, isodiametrisch, ziemlich reich an Zellinhalt, aber mit einer großen Vakuole in der Mitte.

Sobald die Pollenkörner nur halb erwachsen sind, liegen auf dem Querschnitt ihrer vier bis sechs in einem engen Kreis geordnet: Die Tapetenzellen verlängern sich zentripetal und füllen radspeichenförmig die Lücken zwischen den Pollenkörnern aus.

Ihre Spitzen begegnen sich im Zentrum, sie verschmelzen aber nicht, obgleich die Zellwände wahrscheinlich aufgelöst sind.

Bei ausgewachsenen Pollenkörnern ist jene radförmige Anordnung im Pollensack nicht mehr erhalten. Ein gleichförmiges Plasma mit eingestreuten Kernen scheint den Raum zwischen den Pollenkörnern auszufüllen. Jedoch sind Grenzlinien hier und da zu sehen, welche offenbar die Bezirke der einzelnen Zellen angeben (Fig. 20).

In späteren Stadien mit von Reservestoffen gefüllten Pollenkörnern ist das Periplasmodium mehr heterogen geworden, an einigen Stellen liegen Anhäufungen von dichtem Plasma, zwischen diesen treten größere Lücken auf. Die Grenzlinien im Plasma sind noch nicht verwischt. Von den Kernen findet man nur undeutliche Reste.

Wegen der im Plasma sichtbaren Grenzlinien ist das Periplasmodium bei *Knautia* kein ganz typisches, steht aber einem solchen sehr nahe.

Daß die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner einwandern, wird von Strasburger für *Scabiosa caucasica* (1882, S. 101) angegeben, bei *Cephalaria tatarica* (1889, S. 69) spricht er sogar von einem Plasmodium.

Cucurbita pepo L. (Fig. 22 u. 23, Taf. V.)

Die Wandkomplexe der Pollenmutterzellen und Tetraden sind sehr dick, scheinen aber aus einer ziemlich schleimigen Substanz zu bestehen, welche den Raum bis zur Tapete ganz ausfüllt, und an der Peripherie oft vakuolig-netzartig erscheint. Die Tapete bildet keine ganz ebene Schicht, an der Mitte der radialen Wände sind ihre Zellen höher, sonst sind sie klein und niedrig. Sie sind noch nicht sehr reich an Inhalt.

Wenn die Antheren größer geworden sind und ziemlich große, noch glatte Pollenkörner enthalten, ist die Tapetenschicht nicht dicker geworden, ihr Zellinhalt hat aber zugenommen und ist dunkler gefärbt. Zwischen den Pollenkörnern liegt eine geringe Menge einer von Lichtgrün gefärbten Substanz, die ein unregelmäßiges Netz- oder Wabenwerk bildet. Außerdem finde ich in diesen Präparaten kleine von Hämatoxylin gefärbte Körner im Antherenraum. Diese scheinen aus den Tapetenzellen am äußeren Rande des Pollensacks zu stammen, denn hier scheint die Tapete beschädigt worden zu sein (Fig. 22).

Während der folgenden Entwicklung werden die Tapetenzellen allmählich ärmer an Inhalt. Die im Antherenraum ausgefällte Substanz bekommt eine gröbere Struktur.

Sobald die Pollenkörner mit Reservestoffen angefüllt sind, haben die Tapetenzellen ein wenig an Größe zugenommen, sie sind im allgemeinen gar nicht zusammengedrückt, haben wohl erhaltene, von Lichtgrün kräftig gefärbte Zellwände, wohl erhaltene Kerne, sonst aber fast keinen Inhalt. Die ausgefällte Substanz erscheint jetzt als ein großzelliges Wabenwerk, dessen Hohlräume von den Pollenkörnern ausgefüllt werden. Die Wände dieser Hohlräume bilden ziemlich dünne Häutchen einer homogenen, von Lichtgrün stark gefärbten Substanz, an den Knotenpunkten zeigt diese Substanz eine netzartig-blasige Struktur (Fig. 23).

Cucumis sativus zeigt im allgemeinen dieselben Verhältnisse. In ganz reifen Antheren dieser Art sind die Tapetenzellen zu einem Häutchen zusammengesunken, in welchem Kernreste noch zu erkennen sind. Die ausgefällte Substanz ist dann verschwunden.

Nach Strasburger sollen bei *C. verrucosa* (1882, S. 102) und *C. pepo* (1889, S. 72) die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner einwandern, er muß sich aber hierin geirrt haben.

Campanula rotundifolia L. (Fig. 21, Taf. V.)

Wenn die Kerne der Pollenmutterzellen sich in der Prophase befinden, enthalten die Tapetenzellen ein ziemlich dunkel gefärbtes Plasma, das den äußeren Teil der Zelle einnimmt, während der dem Antherenraum zugewendete Teil eine große Vakuole enthält.

In Antheren mit sehr jungen und dünnwandigen Pollenkörnern sind die Tapetenzellen kaum verändert. Von einer ausgefällten Substanz ist dann im Pollensack kaum etwas zu bemerken.

Sobald die Pollenkörner zweizellig geworden sind, ist der Inhalt der Tapetenzellen spärlicher. Die engen Lücken und Spalten zwischen den Pollenkörnern werden jetzt von einer sehr homogenen, von Lichtgrün gefärbten Substanz ausgefüllt. Wo im Präparate die Pollenkörner weggefallen sind, bleibt daher ein ziemlich regelmäßiges, zierliches Wabenwerk zurück (Fig. 21).

Etwas später, wenn die Pollenkörner mit Reservestoffen gefüllt sind, und die fibröse Schicht ihre Wandverdickungen bekommen hat, scheint die ausgefällte Substanz deutlich abgenommen zu haben. Die Tapetenzellen sind dann ziemlich gut erhalten, aber

ziemlich flachgedrückt. In noch älteren Antheren ist sowohl die Tapete als die ausgefällte Substanz verschwunden. Wie die schließliche Auflösung der Tapetenzellen vor sich geht, habe ich also nicht beobachtet, ein Periplasmodium wird aber jedenfalls nicht gebildet.

Acicarpha tribuloides Juss.

Während der Tetradenteilung sind die Tapetenzellen ungefähr isodiametrisch und von einem mäßig dichten Plasma gleichmäßig gefüllt. Wenn die Pollenkörner frei geworden sind, erscheinen die Tapetenzellen flacher, ihr Plasma dichter und dunkler. Später verlieren sie allmählich ihren Inhalt und werden zusammengedrückt, die Zellwände bleiben lange erhalten. Erst wenn die Antheren sich zu öffnen anfangen, verschwindet die Tapete ganz.

Doronicum grandiflorum Lam. (Fig. 24—27, Taf. V.)

Das jüngste untersuchte Entwicklungsstadium enthält Pollenkörner, die einzellig, aber schon mit Stacheln versehen sind. Die Tapete bildet kaum mehr eine kontinuierliche Schicht, ihre Zellen berühren einander auf dem Querschnitt fast nur an ihrer Basis. An ihrer freien Innenfläche scheinen sie nackt zu sein und zeigen hier sehr wechselnde Konturen. Einige wölben sich einfach nach innen hervor, andere zeigen hier eigentümliche Fortsätze, die ihnen ein gezähneltes Aussehen verleihen (Fig. 24). Zum Teil wenigstens dürfte die Berührung mit der stacheligen Oberfläche der Pollenkörner diese Zähnelung verursacht haben.

In etwas älteren Antheren sieht man auf dem Querschnitte einige Tapetenzellen sich zu schlauchförmigen Fortsätzen verlängern, die zwischen den Pollenkörnern gegen das Zentrum hineinwachsen (Fig. 25). Aus einem Längsschnitt ersieht man, daß diese Auswüchse an den ziemlich langen Tapetenzellen nur lokal hervorsprossen (Fig. 26). Ihr Auftreten ist natürlich von den Lücken zwischen den Pollenkörnern bedingt. Diese Auswüchse enthalten ziemlich viel Plasma und auch Kerne. Sie sind wahrscheinlich nicht von Zellwänden bekleidet.

In Antheren, deren fibröse Schicht schon Andeutungen von Wandverdickungen zeigt, sind die Tapetenzellen der Form nach kaum verändert, sie haben aber fast ihren ganzen Zellinhalt, bis auf die Kerne, verloren (Fig. 27). Sie sind noch voneinander

überall getrennt und scheinen keine Zellwände zu haben, denn ihre Grenzschichten werden von Lichtgrün nicht gefärbt. Dies Stadium bezeichnet schon den Anfang der Desorganisation, denn in benachbarten Blüten, wo die Antheren sonst nicht weiter entwickelt sind, findet man nur undeutliche Reste der ganzen Tapete.

Da also die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit nie aufgeben, kann der Ausdruck Periplasmodium hier nicht angebracht sein. Die Ähnlichkeit mit einem solchen ist jedoch groß, und ich wurde anfangs selbst davon getäuscht.

Strasburger nimmt an, daß bei *Senecio vulgaris* (1882, S. 105, 1889, S. 50) die Tapetenzellen ihre Selbständigkeit aufgeben. Merrell (1900, S. 112) hat einige *Silphium*-Arten untersucht und beschreibt mit folgenden Worten die Auflösung der Tapete: „While these changes have been taking place the tapetum and middle layer have been disorganizing. In this way a plasma is formed which gradually distributes itself among the pollen grains. The nuclei of the disorganized cells are visible for quite a long time.“ Ich habe selbst einige Präparate von *Silphium perfoliatum* gemacht und konnte konstatieren, daß die Tapete sich ungefähr so wie bei *Doronicum* verhält. An einem Stadium, das dem in Fig. 25 dargestellten entspricht, sind die Grenzen zwischen den Tapetenzellen mit ihren Vorsprüngen deutlich zu sehen. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß in einem späteren Stadium eine Verschmelzung stattfindet.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Vorgänge, die sich bei der Auflösung der Tapetenschicht in den Pollensäcken der Angiospermen abspielen, können ziemlich verschiedenartig sein. Als extreme Fälle können betrachtet werden: einerseits die Periplasmodiumbildung, andererseits die Entleerung der Tapetenzellen ohne vorhergehende Wandauflösung oder Gestaltveränderung. Zwischen diesen Extremen gibt es aber einige Zwischenstufen.

Ein Periplasmodium wird gebildet bei: *Anthurium, Lavatera, Cobaea, Lonicera, Valeriana* und *Knautia*. Bei der letzteren Gattung ist es vielleicht nicht ganz typisch, weil die Grenzlinien zwischen den einzelnen Zellen nie gänzlich verwischt zu werden scheinen. Bei *Cobaea* dürfte eine totale Verschmelzung nie erreicht werden. Die Vorgänge, welche die Periplasmodiumbildung vor-

bereiten, sind im allgemeinen die folgenden: die Zellwände der Tapetenzellen werden aufgelöst, und die Zellen isolieren sich seitlich voneinander, sie wachsen dann in der Gestalt von verschieden geformten Schläuchen zwischen die Pollenkörner in den Pollensackraum hinein, und erst wenn sie sich in der Mitte begegnet sind, tritt die Verschmelzung zu einem Plasmodium ein. Bei *Lavatera* konzentriert sich das Plasma um die einzelnen Pollenkörner, dazwischen treten Lücken im Periplasmodium auf, bei den übrigen füllt das Plasmodium den ganzen Raum aus.

Bei *Doronicum* verhalten sich die Tapetenzellen ganz so, als wenn ein Periplasmodium gebildet werden sollte, die Tapetenzellen behalten aber bis zum Ende ihre volle Selbständigkeit.

Galium zeigt auch anscheinend Vorbereitungen zur Periplasmodiumbildung. Nach erfolgter Wandauflösung treiben die Tapetenzellen pseudopodienähnliche Fortsätze zwischen die Pollenkörner hinein. Ob sie in dieser Weise einen Teil ihres Plasmas abstoßen, konnte nicht ermittelt werden. Der Prozeß wird dann rückgängig gemacht, die Tapetenzellen sinken zusammen und werden in gewöhnlicher Weise entleert.

Bei *Arabis* bleiben die Tapetenzellen lange unverändert. Erst in einem sehr späten Stadium werden die Zellwände aufgelöst, und die Plasmen fließen zu einem den Pollensackraum ausfüllenden Plasmakörper zusammen, in welchem aber die Kerne schon desorganisiert sind.

Auch bei *Linum* findet in einem sehr späten Stadium eine Wandauflösung der Tapetenzellen statt, die Desorganisation des Zellinhaltes tritt aber dabei sofort ein, so daß kein Plasmodium gebildet wird.

Daß die Tapetenzellen ohne vorhergehende Gestaltsveränderung oder Wandauflösung ihren Inhalt entleeren, wurde bei folgenden Gattungen konstatiert: *Hyacinthus*, *Galtonia*, *Iris*, *Ulmus*, *Tilia*, *Aesculus*, *Gaura* (wahrscheinlich *Passiflora*), *Anthriscus*, *Syringa*, *Spigelia*, *Polemonium*, *Thunbergia*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Campanula*, *Cucurbita*, *Acicarpha*.

In den Pollensäcken treten oft zwischen den Pollenkörnern geformte Substanzen auf, öfters von netz- oder wabenförmiger Struktur. Nach ihrem Verhalten gegen Färbemittel zu schließen, sind sie nicht plasmatischer Natur, sondern eher mit den Zellwandstoffen verwandt. Wahrscheinlich waren sie in der lebenden Pflanze in gelöster Form da und sind bei der Fixierung ausgefällt worden.

Jedoch werden sie oft bei verschiedenen Entwicklungsstadien in verschiedenen Formen ausgefällt. Zum Teil dürften solche Substanzen aus den aufgelösten Zellwandkomplexen der Tetraden stammen. Da sie jedoch oft in späteren Stadien in gesteigerter Menge auftreten, muß auch eine Sekretion aus der Tapetenschicht angenommen werden.

Bei *Cucurbita* und *Campanula* stellt in späteren Entwicklungsstadien die ausgefällte Substanz ein großzelliges Wabenwerk dar, dessen Maschen von den Pollenkörnern ausgefüllt werden.

Es ist wahrscheinlich, daß gewisse natürliche Abteilungen der Angiospermen sich durch Periplasmodiumbildung in den Pollensäcken auszeichnen. Ein Beispiel davon liefern die Rubiales, denn Repräsentanten von vier Familien dieser Ordnung, Rubiaceae, Caprifoliaceae, Valerianaceae und Dipsacaceae, haben Periplasmodien oder zeigen Veränderungen in der Tapete, die daran erinnern.

Andererseits ist es auffallend, daß in mehreren Fällen mehr oder weniger nahe verwandte Typen ein entgegengesetztes Verhalten der Tapetenzellen zeigen. Als Beispiele hiervon können die Polemoniaceen *(Cobaea, Polemonium)* und Caprifoliaceen *(Lonicera, Viburnum)* hervorgehoben werden.

Botanisches Institut der Universität Upsala,
September 1914.

Literatur.

Coulter und Chamberlain, Morphology of Angiosperms. New York 1903.

Duggar, Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. Botan. Gazette, Bd. 29, 1900.

Hannig, Über die Bedeutung der Periplasmodien. III. Kritische Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung von Tapeten und Periplasmodien. Flora, Bd. 102, 1911.

Holmgren, Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. Svensk Botan. Tidskr., Bd. 7, Stockholm 1913.

Merrell, A contribution to the life history of Silphium. Botan. Gazette, Bd. 29, 1900.

Murbeck, Über die Embryologie von *Ruppia rostellata*. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 36. Stockholm 1902.

Strasburger, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.

— Histologische Beiträge. II. Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889.

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Bilder sind Mikrophotogramme nach Mikrotomschnitten. Die Bilder sind bei den unten angegebenen Vergrößerungen aufgenommen, in der Reproduktion aber um $^1/_{20}$ verkleinert worden.

Tafel IV.

Fig. 1. *Anthurium cristallinum.* Periplasmodium im Pollenscak. 400 : 1.

Fig. 2. *Hyacinthus amethystinus.* Junges Stadium mit inhaltreicher Tapete, fein netzförmiger Substanz zwischen den Pollenkörnern. 300 : 1.

Fig. 3. *Hyacinthus amethystinus.* Älteres Stadium, Tapete fast entleert, ausgefällte Substanz von grober Struktur. 300 : 1.

Fig. 4. *Arabis alpina.* Spätes Entwicklungsstadium, das Tapetenplasma ist herausgeflossen und umhüllt die Pollenkörner. 400 : 1.

Fig. 5. *Ulmus montana.* Junges Stadium. Tapetenzellen reich an Inhalt. 300 : 1.

Fig. 6. *Ulmus montana.* Spätes Stadium. Tapetenzellen fast leer. 300 : 1.

Fig. 7. *Linum austriacum.* Jüngeres Stadium, Tapetenzellen ziemlich gut erhalten. 300 : 1.

Fig. 8. *Linum austriacum.* Älteres Stadium, Inhalt der Tapetenzellen zum Teil in den Pollensackraum herausgeflossen. 300 : 1.

Fig. 9. *Lavatera trimestris.* Früheres Stadium, Tapetenzellen seitlich voneinander isoliert. 300 : 1.

Fig. 10. *Lavatera trimestris.* Älteres Stadium, die Tapetenzellen beginnen zwischen die Pollenkörner hineinzuwachsen. 200 : 1.

Fig. 11. *Lavatera trimestris.* Fertiges Periplasmodium. 120 : 1.

Fig. 12. *Cobaea scandens.* Die Tapetenzellen wachsen zwischen die Pollenkörner hinein. 140 : 1.

Fig. 13. *Cobaea scandens.* Tapetenzellen überall zwischen die Pollenzellen hervorgedrungen, wahrscheinlich ein Periplasmodium bildend. 140 : 1.

Tafel V.

Fig. 14. *Galium cruciata.* Die Tapetenzellen senden pseudopodienähnliche Vorsprünge zwischen die Pollenkörner hinein. 400 : 1.

Fig. 15. *Lonicera caerulea.* Zerfallene Tetraden, die Tapetenzellen haben ihre Wände aufgelöst und zeigen Gestaltveränderungen. 400 : 1.

Fig. 16. *Lonicera caerulea.* Fertiges Periplasmodium. 400 : 1.

Fig. 17. *Valeriana officinalis.* Tetradenstadium, die Tapetenzellen beginnen sich voneinander zu isolieren und sich hervorzuwölben. 400 : 1.

Fig. 18. *Valeriana officinalis.* Späteres Stadium, die Tapetenzellen wachsen als verzweigte Schläuche zwischen die Pollenkörner hinein. 600 : 1.

Fig. 19. *Valeriana officinalis.* Fertiges Periplasmodium. 400 : 1.

Fig. 20. *Knautia sylvatica.* Periplasmodium, in welchem jedoch Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sichtbar sind. 300 : 1.

Fig. 21. *Campanula rotundifolia.* Eine im Pollensackraum ausgefällte homogene Substanz bildet ein Wabenwerk, deren Maschen die Pollenkörner ausfüllen. 250 : 1.

Fig. 22. *Cucurbita pepo.* Sehr junge Pollenkörner, Tapetenzellen inhaltreich, ausgefällte Substanz fein netzförmig, außerdem kleine Kugeln im äußeren Teil, wo die Tapete wahrscheinlich beschädigt worden ist. 200 : 1.

Fig. 23. *Cucurbita pepo.* Ziemlich reife Pollenkörner, Tapetenzellen leer, die ausgefällte Substanz bildet ein großzelliges Wabenwerk, das die Pollenkörner einschließt. 120 : 1.

Fig. 24. *Doronicum grandiflorum.* Jüngeres Entwicklungsstadium, Tapetenzellen gezähnt, wahrscheinlich durch den Druck gegen die stacheligen Pollenkörner. 600 : 1.

Fig. 25. *Doronicum grandiflorum.* Späteres Stadium, die Tapetenzellen wachsen zwischen die Pollenkörner hinein. 400 : 1.

Fig. 26. *Doronicum grandiflorum.* Dasselbe in Längsschnitt. 400 : 1.

Fig. 27. *Doronicum grandiflorum.* Noch älteres Stadium, Tapetenzellen fast entleert, keine Verschmelzung hat stattgefunden. 400 : 1.

Die Verbreitung gewisser Lebermoose der malaiischen Region.

Von

Douglas Houghton Campbell.

Die tropischen Länder des Ostens, besonders die Gebirgsgegenden der großen vulkanischen Inseln von Java, Sumatra und den Philippinen sind außerordentlich reich an interessanten Lebermoosen, und obwohl schon einige Sammlungen dieser Pflanzen gemacht worden sind, so waren sie doch meist sehr unvollständig, und die Lebermoos-Flora mancher Distrikte ist so gut wie unbekannt. Infolge der Unvollständigkeit der Sammlungen beschränkt sich die Kenntnis mancher Arten nur auf eine einzige Örtlichkeit oder auf weit voneinander getrennte Gegenden, z. B. die *Blyttia Levieri* von Java, Samoa, Tahiti und Hawai. Es ist klar, daß eine sorgfältigere Sammlung seitens der Botaniker, die die Lebermoose kennen, den Umfang weniger bekannter Arten bedeutend erweitern wird. Während zweier Besuche in der malaiischen Region hat der Verfasser sich bemüht, gewisse Lebermoose, besonders der thallosen Formen zu sammeln, und einige Beobachtungen wurden gemacht bezüglich ihrer Verbreitung. Das Resultat dieser Arbeit liegt hier im Auszug vor.

Bei der Angabe der Örtlichkeiten, wo die verschiedenen Arten bisher gesammelt worden sind, hat sich der Verfasser hauptsächlich auf die Arbeiten von Schiffner und Stephani gestützt.

Im Frühling 1906 wurde ein dreimonatlicher Besuch auf Java gemacht, und die Lebermoose wurden an mehreren Orten gesammelt, besonders in der Nähe von Buitenzorg und auf der Bergstation von Tjibodas an den Abhängen der großen vulkanischen Masse vom Gedeh. Es ist fraglich, ob die Erde irgendwo eine reichere Lebermoos-Flora hat, als dieser Bergabhang sie aufweist. Manche

neue Arten aus dieser Gegend sind beschrieben worden, und eine bedeutende Zahl ist bis heute nur von hier aus bekannt.

Auf einer zweiten Reise nach Ostindien im Jahre 1912—13 wurde auch die malaiische Halbinsel, das nordöstliche Sumatra, Sarawak auf Borneo und die Insel Luzon auf den Philippinen besucht.

Die Sammlungen des Verfassers beschränkten sich im wesentlichen auf die thallosen Lebermoose und schlossen verhältnismäßig nur wenige der viel zahlreicheren foliosen Arten ein.

Die Ricciaceen sind in dem malaiischen Distrikt nur schwach vertreten; bis jetzt ist davon für die ganze Gegend nur ein halbes Dutzend Arten verzeichnet. Dies ist nicht merkwürdig, da diese Lebermoose sich am besten entwickeln in Ländern, wie wir sie an den Strandgebieten des Mittelmeeres und den Küstenstrichen Kaliforniens finden, die eine ausgeprägte trockene Jahreszeit haben.

Von 6 Arten der Riccia, die von Stephani dem malaiischen Distrikt zugeteilt werden, ist eine, *R. canaliculata* (= *R. fluitans*) kosmopolitisch, und von den andern ist eine, *R. amboiniana*, von Amboina und 3 Arten von Java allein verzeichnet. Die größte und hervorragendste der letzteren ist die *R. Treubiana* Schiff., die in den botanischen Gärten von Buitenzorg sehr gewöhnlich ist.

Eine Art, die zu dieser zu gehören scheint, fand ich in Djokja, auf Java und ebenfalls in Kuching, Sarawak (Borneo) und in Luzon in der Nähe des Mt. Banajao. Eine zweite kleinere, noch nicht festgestellte Art wurde gleichfalls in Kuching gesammelt.

Die Targioniaceen sind durch eine einzige Art der *Targionia* vertreten: sie ist der weit verbreiteten *T. hypophylla* sehr ähnlich, wird aber von Schiffner unter dem Namen *T. dioica* als eine neue Art beschrieben. Schiffner gibt für diese Pflanze nur eine Station an, den Berg Gunung Guntur bei Garoet in Java. Lang[1]) berichtet, daß er diese Art auch in Ceylon gefunden hat.

Die eigentümliche Gattung *Cyathodium*, die auch zu den Targioniaceen gehört, ist durch ganz Malaisien weit verbreitet, es bedarf aber noch weiteren Studiums, die Arten festzustellen. Die hervorragendste ist die *C. foetidissimum* Schiff., die zuerst aus Java von Schiffner beschrieben, von ihm aber auch in Sumatra gefunden worden ist.

Stephani gibt auch einen Standort in Java an. Lang[1])

1) Lang, W. H., On the Morphology of *Cyathodium*. Annals of Botany, Vol. 19, 1905.

bemerkt, daß er diese Art in Maxwells Hill bei Taiping, in den malaiischen Bundesstaaten gefunden hat. Ich selbst habe diese Pflanze dort nicht gefunden, habe sie aber auf mehreren Stationen in Java gesammelt und in großer Zahl auch in Bandar Bahroe (Deli, Sumatra) getroffen. Sie wurde gleichfalls auf Mt. Maquiling bei Los Baños und an dem Fuß des Mt. Banajao auf den Philippinen gesammelt. Ich glaube, sie ist auch an anderen Orten auf den Philippinen gesammelt worden und ist wahrscheinlich weit über die Inseln verbreitet.

Eine zweite, viel kleinere Art findet sich in Java. Sie wird von Stephani als *C. aureo-nitens* angesehen. Sie wurde von mir sehr zahlreich in Djokja gefunden und wächst dort in den Spalten auf der großen Pagode von Boro-Boedoer. Augenscheinlich dieselben Arten wurden in den Batu-Höhlen, bei Kuala Lumpur, in den malaiischen Staaten gefunden. Lang, der diese Pflanze an demselben Ort gesammelt hat, nimmt an, daß sie identisch sei mit der cubanischen *C. cavernarum*. Dieselbe oder eine sehr ähnliche Art ist sehr gewöhnlich bei Manila.

Die Gattung *Marchantia* ist durch mehrere Arten vertreten und wird oft in großen Mengen getroffen. Einige Arten, z. B. *M. emarginata* und *M. geminata* sind gewöhnlich und weit verbreitet, andere dagegen sind, wie es scheint, lokal. So ist *M. Cataractarum* Schiff. bis jetzt nur an einem Ort, Tjiburrum, einem Wasserfall auf Mt. Gedeh in Java, gesammelt worden, wo ich diese Pflanze im Jahre 1906 fand.

Berichte über die gewöhnliche *M. polymorpha* liegen von verschiedenen Stationen der östlichen Tropen vor, aber sie ist wahrscheinlich, in einigen Fällen wenigstens, mit anderen Arten verwechselt worden. Schiffner erklärt, daß er sie in Java nicht hätte finden können, wiewohl sie von jener Insel durch verschiedene Sammler gemeldet wurde.

Ich sammelte in der Bergprovinz von Luzon, in der Höhe von ungefähr 2500 m, eine sehr große *Marchantia*, die von Stephani als *M. polymorpha* identifiziert wurde.

Von den anderen Gattungen der Marchantiaceen wird von Schiffner die kosmopolitische *Reboulia hemisphaerica* aus Java und Sumatra gemeldet, sie ist auch aus verschiedenen anderen Orten in Asien bekannt. *Fimbriaria* ist in mehreren Arten in Java und Sumatra vertreten und ist wahrscheinlich ziemlich allgemein durch den ganzen malaiischen Distrikt verbreitet.

Die *Plagiochasma* ist nach Stephani in einer einzigen Art, der *P. appendiculata,* für Manila vertreten.

Von allen tropischen Marchantiaceen ist die *Dumortiera* die am meisten charakteristische, sie wird gewöhnlich in großen Mengen in den feuchten Dschungeln der Bergtropen gefunden. Die größte Art ist die *D. trichocephala,* die unter günstigen Bedingungen, wie die von Tjibodas, eine riesenhafte Größe erreicht. Diese Art ist sehr weit verbreitet, sie hat eine sehr große Ausdehnung durch die Tropen der alten Welt und erstreckt sich bis nach Hawai. Ein merkwürdiger Fall der Verbreitung dieser Art wurde auf Mt. Mattang in Sarawak beobachtet. Während sie sich in einer eng begrenzten Zone bei einer Höhe von etwa 600 m außerordentlich zahlreich und üppig vorfand, konnte außerhalb dieser Zone kein Exemplar entdeckt werden. Die von dieser Pflanze bewohnte Zone hörte plötzlich auf, so daß im Umkreis von 20 m einer von dem Lebermoos völlig bewachsenen Bank nicht ein einziges Exemplar gefunden werden konnte.

In den malaiischen Staaten ist die Pflanze selten. Ich fand sie nur an zwei Orten: bei den Kalksteinhöhlen „Batu Caves“ bei Kuala Lumpur und an zwei Punkten auf Maxwells Hill bei Taiping.

Eine zweite Art, *D. velutina* Schiff., findet sich sehr zahlreich bei Buitenzorg und an anderen Orten in den Niederungen von Java, sowie im westlichen Sumatra.

Der Verfasser sammelte eine dritte, bisher noch nicht beschriebene Art in Sarawak, Borneo, in der Nähe einiger Kalksteinhöhlen bei Bidi. Diese ist sehr viel schlanker als die anderen Arten. Nur die männlichen Pflanzen wurden gefunden.

Wiesnerella denudata (= *W. Javanica* Schiff.) ist eine interessante monotypische Gattung, die zuerst als eine *Dumortiera* beschrieben wurde. Während sie zweifellos dieser am nächsten verwandt ist, unterscheidet sie sich darin, daß der Thallus die Struktur der typischen Marchantiaceen besitzt. Stephani hält die javanische Pflanze, von Schiffner beschrieben, für identisch mit einer Pflanze des Himalayagebirges, die zuerst unter dem Namen *Dumortiera denudata* beschrieben wurde. Die javanische Pflanze ist an gewissen Orten auf Mt. Gedeh zahlreich, sie wurde von Schiffner auch in Sumatra gesammelt. Stephani berichtet, daß sie auch in Hawai und Japan vorkomme. Es ist höchst wahrscheinlich, daß sie auch in einigen Teilen des dazwischen liegenden Gebietes getroffen werden wird.

Jungermanniales.

Die große Mehrheit der Jungermanniales, die zu den foliosen Formen gehören, sind „Acrogynae". In der Tat enthalten einige der Genera unter den Acrogynae mehr Arten als alle thallosen Lebermoose zusammen. Die einzige Gattung *Plagiochila* enthält nach Stephanis Aufzählung mehr als 700 Arten. Es wurde kein Versuch gemacht, die Verbreitung dieser foliosen Formen zu studieren.

Unter den thallosen Jungermanniales (Anacrogynae) gibt es eine Anzahl Arten, die bis jetzt nur von wenigen Orten verzeichnet sind, und die den Verfasser besonders interessieren. Mehrere Gattungen, besonders die *Metzgeria* und *Aneura* enthalten zahlreiche Arten, von denen einige eine sehr große Verbreitung haben. Die *Aneura* ist besonders zahlreich in den Tropen und einige der Arten haben sehr auffallende und schöne Pflanzen. Die *A. maxima* ist vielleicht die größte der Gattung. Der dicke, fleischige Thallus hat zuweilen eine Breite von 15 mm. Diese Art ist in den Gebirgswäldern von Java gewöhnlich, und Schiffner erklärt, daß er sie auch im westlichen Sumatra gesammelt hat. In den Taiping-Hügeln, in den malaiischen Staaten und auch in Bandar Bahroe, in Delhi, Sumatra fand ich Pflanzen, die mir zu derselben Art zu gehören scheinen. An dem zuletzt genannten Ort entdeckte ich eine sehr große Art, die von Stephani *A. gigantea* genannt wird.

Die Gattung *Padomitrium*, die zuweilen zu der Gattung *Hymenophytum* gerechnet wird, die aber wahrscheinlich der Typus einer neuen Gattung ist, enthält 2 Arten, die *P. phyllanthus* von Neuseeland, Australien und Tasmanien und die *P. Malaccense* Steph., die nach Stephani aus Singapore, aber auch aus Neu-Caledonien bekannt ist. Ich fand diese Pflanze außerordentlich zahlreich auf mehreren Stationen in Sarawak, und sammelte sie gleichfalls an einer Stelle in Luzon. Sie sieht der *Pallavicinia* so sehr ähnlich, daß man vermutete, sie gehöre zu dieser Gattung, bis man die Fruchtpflanzen gesehen hatte. Sie war dann sogleich erkennbar an der Stellung der Fortpflanzungsorgane, die auf ventralen Zweigen getragen werden, ganz ähnlich wie bei *Metzgeria*.

Die *Pallavicinia (Blyttia)* ist eine charakteristische Gattung der Tropen, und eine Menge Arten kommen in der malaiischen Region vor. Einige Arten, z. B. *P. indica* Schiff. sind weit verbreitet, während andere eine viel lokalere Verbreitung haben. Die

Abteilung *Mittenia*, die man vielleicht besser von der *Pallavicinia* trennt, hat ungefähr ein halbes Dutzend Arten, die, ähnlich den Blättern eines kleinen Farnkrauts, durch wiederholte Gabelung der aufrecht stehenden Schößlinge charakterisiert sind. Von diesen Typen ist vielleicht die *P. Zollingeri* aus dem Gebirgsland von Java und Sumatra die bekannteste. Diese Pflanze wächst sehr üppig unweit der Höhen des Pangerango, auf Mt. Gedeh, wo sie von dem Verfasser im Jahre 1906 gesammelt wurde. In den Philippinen wurde augenscheinlich dieselbe Pflanze an zwei Orten gefunden, auf Mt. Banajao auf einer Höhe von ungefähr 2000 m und in der Bergprovinz von Luzon. Die Exemplare von den Philippinen waren etwas kleiner als die in Java gesammelten, sonst aber erscheinen sie nicht verschieden von diesen.

P. Levieri ist eine nicht ungewöhnliche Art in Java und Sumatra und ist auch verzeichnet von Tahiti und Hawai. Man wird sie wahrscheinlich auf dem malaiischen Archipel weit verbreitet finden, doch ist sie nicht so leicht erkennbar wie einige der anderen Arten.

Bei weitem die auffallendste Art von *Pallavicinia* ist die *P. radiculosa*. Sie ist nicht nur die größte Art der Gattung, sondern wächst auch in großen Mengen, so daß sie sehr leicht ins Auge fällt. Schiffner gibt für sie nur eine Stelle an in Java, in der Nähe einiger heißer Quellen — Ayer Panas — auf den Abhängen des Pangerango, in einer Höhe von 2140 m. Ich sammelte diese Pflanze an diesem Ort in dem Jahre 1906 und 1913, fand aber auch eine große Menge derselben Art unter ähnlichen Bedingungen wachsend, doch beinah auf dem Niveau des Meeresspiegels bei Taiping, in den malaiischen Staaten. Der Höhenunterschied kann vielleicht dadurch erklärt werden, daß die heißen Quellen auf dem Pangerango die niedere Temperatur der Atmosphäre auf jener Höhe ausglichen. Die Pflanze ist auch von Borneo und Tenasserim in der Bucht von Bengalen verzeichnet.

Die Gattung *Symphyogyna* ist für die malaiische Region weder von Schiffner noch von Stephani verzeichnet. Der Verfasser hat in Java auf dem Gunung Goentoer, bei Garget, in einer Ritze zwischen Lavablöcken dieses Vulkankegels ein Lebermoos gesammelt, von dem man damals annahm, daß es eine *Pallavicinia*, wahrscheinlich eine *P. Levieri* sei. Eine neuere Untersuchung dieses Materials zeigt jedoch, daß es eine *Symphyogyna* ist, ob es aber eine beschriebene Art ist oder nicht, ist noch nicht festgestellt.

Über die Verwandtschaft der Gattung *Calycularia* bestehen noch einige Zweifel. Die Art *C. radiculosa* Steph. ist zuerst aus Tjibodas, in Java, beschrieben. Diese Pflanze ist der *Pellia* nahe gestellt worden, sie steht aber der *Mörkia* viel näher, mit der sie nach Schiffner vereinigt werden sollte. Während Schiffner ihr nur Java als Wohnort zuschreibt, erklärt Stephani, daß sie auch in Borneo und Samoa vorkomme. Ich fand sie in den malaiischen Staaten (Selangor) auf einer Höhe von ungefähr 4000 Fuß und gleichfalls auf den Taiping-Hügeln auf ungefähr gleicher Höhe. In Bandar Bahroe, in Sumatra, kommt sie ebenfalls vor. oder möglicherweise eine andere verwandte Art, da die Exemplare etwas größer und stärker verzweigt waren als die von Java. Sie wurde auch auf den Philippinen gesammelt. Eine andere, viel größere, doch bis jetzt noch nicht bestimmte Art, wahrscheinlich auch eine *Calycularia*, fand sich sehr zahlreich in einer Höhe von ungefähr 2500 m in der Bergprovinz von Luzon.

Die Gattung *Makinoa* ist nur durch eine einzige japanische Art, *M. crispata*, bekannt. Während der Verfasser auf den Philippinen war, fand er auf Mt. Banajao eine große Menge Exemplare, die anscheinend zu *Makinoa* gehörten. Sie wurden zur Feststellung an Stephani gesandt, welcher erklärte, daß es eine neue Art von *Symphyogyna* sei. Diese neue Art unterscheidet sich jedoch von *Symphyogyna* in der Struktur des Thallus, indem sie kein Leitgewebe in der Mittelrippe hat. Keine Sporenkapseln wurden entdeckt, aber sowohl die männlichen wie die weiblichen Pflanzen hatten Ähnlichkeit mit den Abbildungen von *Makinoa* bei Miyake. Eine ähnliche, vielleicht identische Form wurde in der Bergprovinz von Luzon in der Höhe von ungefähr 2000 m gefunden.

Eins der merkwürdigsten Lebermoose ist die *Treubia insignis*, die zuerst von Goebel in Tjibodas, in Java, gesammelt wurde. Diese prächtige Pflanze wurde später in Sumatra gefunden, und dieselbe oder eine nahe verwandte Art wurde von Goebel in Neuseeland entdeckt. Sie ist auch aus Tahiti und Samoa bekannt. Ich sammelte einige Exemplare auf Mt. Banajao in Luzon, aber die Exemplare waren nicht fruchttragend. Sie waren etwas kleiner als meine javanischen Exemplare, waren ihnen aber sonst ganz ähnlich.

Ein anderes, sehr schönes und charakteristisches Lebermoos ist die *Colobryum Blumii*, die an gewissen Orten bei Tjibodas wie auch an anderen naheliegenden Stellen nicht ungewöhnlich ist.

Schiffner fand sie im westlichen Sumatra, sie wurde auch in Neu-Guinea gesammelt.

Unter den Inseln des malaiischen Archipels ist Java am reichsten an Zahl und Mannigfaltigkeit der beschriebenen Arten der Lebermoose. Das gilt besonders vom westlichen Teil der Insel. Die Umgegend von Tjibodas, auf Mt. Gedeh, steht bisher an Reichtum der Lebermoos-Flora unübertroffen da.

Sumatra hat, wie zu erwarten ist, viel mit Java gemein; vielleicht wird es, wenn es einmal gründlich erforscht ist, eine gleiche Fülle von Lebermoosen aufweisen.

Borneo, wenigstens die Teile von Sarawak, die der Verfasser besucht hat, ist, verglichen mit Java, Sumatra und den Philippinen, merklich ärmer an Lebermoosen. Die Philippinen haben viel gemein mit Java und Sumatra und besitzen manche derselben Typen.

Unter den von dem Verfasser besuchten Regionen waren die malaiischen Bundesstaaten die ärmsten; die Erd-Lebermoose waren hier äußerst gering an Zahl. Sogar in den Taiping-Hügeln, wo doch die Bedingungen für ein üppiges Wachstum dieser Pflanzen günstig zu sein scheinen, zeigten sie sich viel weniger zahlreich und mannigfaltig als auf den größeren Inseln des malaiischen Archipels.

Bei dem Versuch, eine Erklärung zu finden für diese Spärlichkeit in den malaiischen Staaten, erwies sich der Charakter des Bodens als der wahrscheinlichste Grund. Die Gegend besteht großenteils aus Granit, und der verwitterte Granit bildet einen Boden, der diesen Pflanzen nicht günstig zu sein scheint. Miss L. S. Gibbs, die auf Mt. Kina-Balu, im britischen Nord-Borneo, Lebermoose gesammelt hat, berichtet über eine ähnliche Spärlichkeit dieser Pflanzen auf jenem Granitberg.

Es sind die Regionen vulkanischen Ursprungs, die den Erd-Lebermoosen die günstigsten Lebensbedingungen zu bieten scheinen. Wie bereits bemerkt, ist die Nachbarschaft von Tjibodas, in Java, auf den Abhängen der großen vulkanischen Masse von Gedeh, erstaunlich reich an Lebermoosen, und in allen feuchteren Teilen dieser rein vulkanischen Insel sind viele Arten zahlreich vorhanden.

Sumatra, das hauptsächlich vulkanischen Ursprungs ist, und Luzon auf den Philippinen, sind merklich fruchtbarer an Lebermoosen als das nicht vulkanische Borneo und die malaiische Halbinsel. Im Zusammenhang damit mag bemerkt werden, daß verschiedene andere Regionen, in denen die Erd-Lebermoose besonders

reichlich auftreten, vulkanischen Ursprungs sind. Unter diesen mögen genannt werden: Japan, Hawai, Samoa und Neuseeland.

Es bleibt noch zu untersuchen, ob dies mehr als ein bloßer Zufall ist: doch ist es wohl denkbar, daß in dem reichen vulkanischen Boden gewisse Elemente vorhanden sind, die dem aus verwitterten Granitfelsen bestehenden Boden abgehen, und die den Bedürfnissen der Lebermoose besonders entsprechen.

Stanford University.

April 1914.

Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattungen *Catasetum* Rich. und *Cycnoches* Lindl.

Von

Hermann Ritter von Guttenberg.

Mit Tafel VI und VII und 6 Textfiguren.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über den Bau der Antennen bei einigen *Catasetum*-Arten[1]) hatte ich auch den anatomischen Bau des Stipes von *Catasetum callosum* Lindl. an einigen Freihandschnitten studiert, darüber jedoch keine Angaben gemacht, da das mir zur Verfügung stehende Material zu knapp war, um in allen Punkten befriedigende Aufschlüsse zu gewähren. Die übrigen damals von mir untersuchten Arten hatten ihre Pollinarien bereits abgeschleudert, lebendes Material konnte ich mir überhaupt nicht beschaffen. Da aber schon eine oberflächliche Betrachtung der anatomischen Verhältnisse des Stipes erkennen ließ, daß hier recht ungewöhnliche Verhältnisse vorliegen[2]), trachtete ich in den letzten Jahren lebende *Catasetum*-Pflanzen zu erwerben, was mir durch das gütige Entgegenkommen der Herren Geheimräte Prof. Dr. G. Haberlandt und Prof. Dr. A. Engler auch gelang. Beiden Herren danke ich auch an dieser Stelle wärmstens für ihre Unterstützung.

Die Ausschleuderung der Pollinarien ist nicht auf die Gattung *Catasetum* beschränkt, sondern findet sich auch bei den verwandten Gattungen *Cycnoches* und *Mormodes*. Von letzterer konnte ich

---

1) Guttenberg, H. von, Über den Bau der Antennen bei einigen *Catasetum*-Arten. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVII, Abt. I, März 1908.

2) Auch Jost hat in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (zuerst in der 1. Aufl., S. 528) darauf aufmerksam gemacht.

bisher lebendes Blütenmaterial nicht bekommen, wohl aber konnte ich Blütenstände von *Cycnoches maculatum* Lindl. durch mehrere Jahre beobachten. Ergänzende Studien wurden ferner an *Cycnoches stelliferum* Lodd. und *Cycnoches chlorochilon* Lindl. angestellt. Von *Catasetum* stand mir reichliches Blütenmaterial des *Catasetum fimbriatum* Lindl. zur Verfügung. Überdies konnte ich einen Blütenstand von *Catasetum Trulla* Lindl., zwei von *Catasetum purum* Nees et Sinn. und einen von *Catasetum luridum* Lindl. untersuchen.

Es galt zunächst den anatomischen Bau des Stipes genau zu studieren, zu welchem Zwecke Freihand- und Mikrotomschnitte in der Längs- und Querrichtung dieses Organs angefertigt wurden. Dann trachtete ich auf Grund des anatomischen Baues und mit Hilfe verschiedener Experimente den Ursachen der elastischen Spannung im Stipes und der bei der Reizung eintretenden Schleuderbewegung nachzugehen. Einen weiteren Gegenstand der Untersuchung bildete der bisher noch unbekannte feinere Bau der Klebscheibe und die Natur des ausgeschiedenen Klebestoffes. Selbstverständlich versäumte ich es auch nicht, weitere Beobachtungen über die Art der Reizbarkeit dieser Pflanzen anzustellen und schließlich bedurfte noch das die Insekten anlockende Futtergewebe bei der Gattung *Cycnoches* einer Untersuchung. Die Resultate dieser Studien, die ich noch fortzusetzen gedenke, sollen im folgenden beschrieben werden.

A. Anatomischer Teil.

1. *Catasetum.*

Bevor ich auf die anatomischen Verhältnisse näher eingehe, will ich den Blütenbau von *Catasetum fimbriatum* Lindl. in Kürze schildern. Die allgemeinen Bauverhältnisse der männlichen *Catasetum*-Blüte sind seit den grundlegenden Untersuchungen Darwins[1]) ziemlich allgemein bekannt. Die Blüten von *C. fimbriatum* ähneln im ganzen der von Darwin als „*Myanthus barbatus*“ beschriebenen Form, die nach den Untersuchungen Rolfes[2]) mit der männlichen

---

1) Darwin, Ch., Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übers. von J. V. Carus, 2. Aufl., Stuttgart 1877, Kap. 7.

2) Rolfe, R. A., On the Sexual Forms of *Catasetum* with special reference to the Researches of Darwin and others. Journal of the Linnean Society, Botany Vol. XXVII, 1891, p. 206—225, Plate VIII.

Blüte von *Catasetum barbatum* Lindl. identisch ist. Die paarigen Petalen und das vor ihnen liegende Sepalum sind in der geöffneten Blüte steil aufgerichtet, von grünlicher Grundfarbe und mit schwarzpurpurnen Punkten reichlich bedeckt. Die senkrecht nach abwärts stehenden restlichen Kelchblätter sind von ähnlicher Form und gleicher Färbung. Die Lippe ist wesentlich breiter als die von *C. barbatum*, bildet eine tiefe Grube und trägt davor einen Höcker. Der seitlich aufgerichtete, vorne herabgeschlagene Rand ist in lange, schmale Fransen aufgelöst. Der mittlere Teil des Labellums ist gelblichgrün bis orangegelb, die Ränder sind heller gefärbt, manchmal fast weiß. Am Grunde der Lippe treten schwarzrote Flecken auf. Die gleichfalls rot punktierte Säule trägt zwei lange symmetrische Antennen[1]) und ist zu einer langen Spitze ausgezogen, von welcher die Anthere mit einem schnabelartigen Fortsatz (dem Konnektiv?) herabhängt. Die Anthere enthält in ihren zwei Fächern je ein Pollinium und bildet über dem Stipes einen dachartigen Vorsprung. Die Pollinien sind mit je einem kurzen, sehr elastischen Band mit dem oberen Ende des Stipes verbunden, der aus den äußersten Schichten des Rostellums besteht und sich bei der Blütenreife von diesem ablöst. Der Stipes ist um das Rostellum so gebogen, daß die an seinem Ende befindliche Klebscheibe gegen die Rückenwand der Narbenhöhle gewendet ist. Der rückwärtige Teil der Klebscheibe bleibt zunächst mit dem Rostellum verwachsen. Gute Abbildungen der ganzen Blüte, darunter auch eine farbige,

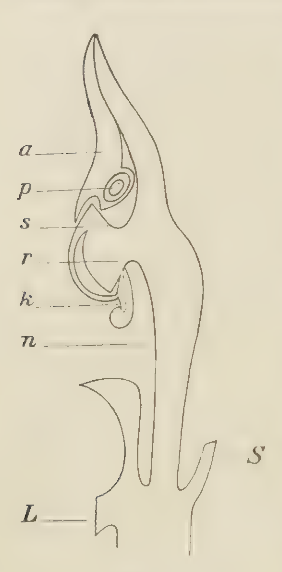


Fig. 1.
Catasetum fimbriatum Lindl. Längsschnitt durch die Säule einer blühreifen Knospe. Der Schnitt ist in der Nähe der Medianebene so geführt, daß ein Pollinium, seitlich getroffen, eben noch zu sehen ist. *a* = Anthere, *p* = Pollinium, *r* = Rostellum, *s* = Stipes, *k* = Klebscheibe, *n* = Narbenhöhle, *L* = Labellum, *S* = Sepalum, beide abgeschnitten. Im Rostellum gibt die punktierte Linie die Trennungslinie zwischen Stipes und Klebscheibe einerseits und Rostellum andererseits an. Die gestrichelte Linie trennt die Basis der Klebscheibe von der eigentlichen Klebmasse. Vergr. 2,5.

1) Vgl. Haberlandt, G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. 2. Aufl., Leipzig 1906, S. 63 ff. und Guttenberg, H. v., a. a. O., S. 9—12, Taf. I, Fig. 5.

hat Porsch[1]) gegeben. Nebenstehend ist ein vergrößerter Längsschnitt durch die Säule zur leichteren Orientierung beigefügt (Textfig. 1).

Eine leise Berührung der Antennen hat bekanntlich das Ausschleudern des Stipes samt Klebscheibe und Pollinien zur Folge. Der früher um das Rostellum gebogene Stipes streckt sich dabei gerade, die Klebscheibe wird vorgeschleudert und bleibt am Rücken des die Blüte besuchenden Insektes haften, so daß dieses jetzt das ganze Pollinarium trägt. Beim Besuche einer weiblichen Blüte (diese wurde früher wegen ihres sehr abweichenden Aussehens als eigene Gattung „*Monachanthus*" beschrieben) können die Pollinien in der klebrigen Narbenhöhle festhaften und von ihren Stielchen abreißen, worauf die Befruchtung eintreten kann. Auf Einzelheiten des Schleudermechanismus will ich hier noch nicht eingehen und nur vorausschicken, daß nach den bisherigen Untersuchungen zwischen einer im Stipes vorhandenen elastischen Spannung und einem Reizvorgang zu unterscheiden ist, welch letzterer durch die Berührung der Antennen hervorgerufen und in diesen bis zum Rostellum geleitet wird. Hier löst er dann — nach Darwin durch Auflösung der letzten Verbindungen zwischen Klebscheibe und Rostellum — den Bewegungsvorgang aus.

Die Längsschnitte durch den Stipes wurden zum Teil an abgeschleuderten Pollinarien angefertigt, es wurden aber auch Mikrotomschnitte durch ganze Säulen hergestellt, welche Knospen entnommen waren, die knapp vor dem Aufblühen standen. Ist die Blüte einmal geöffnet, so ist es unmöglich, Schnitte durch das Rostellum anzufertigen, ohne daß der Stipes abspringt. Dieser Vorgang tritt nämlich, wie wir noch hören werden, auch dann ein, wenn man versucht eine offene Blüte zu fixieren. Die Mikrotomschnitte wurden in der üblichen Weise in der Dicke von 10 und 15 μ hergestellt und zwar aus Material, das nach der Fixierung in Alkohol oder Chromessigsäure über Xylol in Paraffin eingebettet worden war. Zur Färbung diente das Flemmingsche Dreifarbenverfahren, mit welchem gute Resultate erzielt wurden.

---

1) Porsch, O., Die deszendenztheoretische Bedeutung sprunghafter Blütenvariationen und korrelativer Abänderungen f. d. Orchideenflora Südbrasiliens. Zeitschr. f. induktive Abstamm.- und Vererbungslehre, I, 1908/9, S. 223, Fig. 26. — Derselbe, *Orchidaceae* in Ergeb. d. botan. Expedition d. Kais. Akad. d. Wiss. nach Südbrasilien. Denkschriften d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. 79 I, Wien 1908, Taf. XIV, Fig. 11.

Wir wollen an den Längsschnitten zuerst ausschließlich den Bau des Stipes betrachten. Vor allem fällt an diesem die Form der nach außen gerichteten Epidermiszellen auf (Taf. VI, Fig. 1). Diese sind von ansehnlicher Größe und bestehen aus einem oberen fast quadratischen Teil und einem schlauchförmigen Fortsatz, der sich seitlich unter die benachbarten Zellen schiebt. Diese Fortsätze sind mit ihren Enden gegen die Säulenbasis gekehrt. Die Zellen werden von einer mächtigen Kutikula bedeckt, an welche sich stellenweise, besonders an den Zellgrenzen dicke kutinisierte Höcker anschließen, welche wohl einen festeren Verband mit den darunter liegenden Schichten bewirken. Die kutinisierten Membranteile färben sich mit Sudan III intensiv rot, werden durch Chlorzinkjod gebräunt und sind in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich. Interessant ist, daß sie sich an Mikrotomschnitten stellenweise loslösen und nach außen einrollen. An der übrigen Membran können wir drei Schichten unterscheiden und zwar eine dicke auf die Kutikula folgende Lamelle, welche sich in die Radialwände fortsetzt, eine stark lichtbrechende, das Lumen umkleidende Schicht und eine dritte Lamelle, welche zwischen den beiden genannten in der Außenwand zu unterscheiden ist und eine feine Streifung erkennen läßt. Der Inhalt der Zellen besteht aus einem kräftig entwickelten Protoplasten, der mehrere Vakuolen einschließt und einen großen Zellkern sowie zahlreiche Fetttröpfchen enthält. Über die chemische Beschaffenheit der Membran geben folgende mikrochemische Reaktionen Aufschluß. Chlorzinkjod färbt nur die Innenlamelle deutlich blau, die Zwischenlamelle nimmt einen grauen Ton an, die Außenlamelle und ihre Fortsetzungen in den Radialwänden bleiben weiß. Als bestes Färbungsmittel für diese Lamelle wurde Methylenblau erkannt, welches in dunkler Lösung angewandt, diese Membranpartien fast schwarz färbt. Dieselben Schichten werden bei längerem Liegen in wässeriger Rutheniumrotlösung rosa gefärbt; Kongorot dagegen tingiert nur die Innenlamelle. Andere Farbmittel geben weniger distinkte Färbungen. In kalter konzentrierter Salzsäure lösen sich die Außenschichten und die Mittellamellen der Seitenwände langsam auf; beim Erwärmen tritt die Lösung sofort ein und führt zur gänzlichen Isolierung dieser Zellen.

Aus den angeführten Reaktionen läßt sich entnehmen, daß nur die Innenlamelle aus reiner Zellulose besteht. Dagegen geben die Außenschichten ähnliche Reaktionen, wie sie für die Pektin-

stoffe beschrieben werden; sie sind also vielleicht diesen anzuschließen.

Auf die beschriebenen Epidermiszellen folgen — meist in fünf Lagen — Elemente, die in der Längsrichtung des Stipes gestreckt, dabei aber meist etwas wellig verbogen sind (Taf. VI, Fig. 1). Im Gegensatz zu den Epidermiszellen, an welchen ich niemals Tüpfel auffinden konnte, sind diese Zellen sehr reich getüpfelt. Auch an ihnen lassen sich verschiedene Schichten unterscheiden und zwar eine kräftige mittlere Lamelle und ein zartes, das Lumen umkleidendes Häutchen. Letzteres verhält sich wie die Innenlamellen der Epidermiszellen und tritt besonders bei Chlorzinkjodbehandlung durch Blaufärbung hervor. Die mittleren Lamellen bestehen aus derselben Substanz wie die der Epidermiszellen; sie geben dieselben Farbreaktionen und lösen sich gleichfalls in warmer konzentrierter Salzsäure sofort auf.

An diese langgestreckten Zellen schließt sich jene Schichte des Rostellums an, welche als Trennungsgewebe fungiert und in der geöffneten Blüte bereits fast vollständig aufgelöst ist. Es handelt sich um plasmareiche, etwa isodiametrische Zellen, deren Wände einem Auflösungsprozeß unterliegen. Die Membranen sind zum Teil in den Mittellamellen voneinander getrennt, vielfach auch zerrissen und machen keinen homogenen Eindruck mehr, sondern erscheinen als feinste, aus kleinen Körnchen zusammengesetzte Fäden. Diese färben sich mit Chlorzinkjod braun und sind in Salzsäure löslich. In dem beschriebenen Auflösungszustand befinden sich etwa drei Zellagen, dann schließen sich weitere Zellen mit gleichfalls sehr zarten Wänden an, welche sich aber in Chlorzinkjod bläuen. Diese Zellen gehören nicht mehr zum Stipes, sondern verbleiben nach dessen Abschleuderung am Rostellum, wo sie bald zugrunde gehen, sich bräunlich verfärben und jene verschrumpfte braune Masse bilden, die am Rostellum von *Catasetum*-Blüten, welche ihre Pollinarien ausgeschleudert haben, stets zu sehen ist. Die tieferen Schichten des Rostellums bestehen aus derbwandigeren großen Parenchymzellen, die durch ein Gefäßbündel unterbrochen werden, welches in der Rückenwand der Säule aufsteigt, sich im Bogen über die Narbenhöhle wendet und dann im Rostellum bis zur Klebscheide verläuft.

Zu erwähnen wäre noch, daß die Richtung der Enden der Epidermiszellen im oberen Ende des Stipes wechselt. Der Stipes ist — wie auch aus der Längsschnittfigur durch die Säule ent-

nommen werden kann — unter dem dachartigen Vorsprung der Anthere hakenförmig gebogen. Die früher beschriebene Epidermis überzieht auch diesen Teil, dabei stellen sich die schlauchförmigen Verlängerungen der Zellen nach und nach senkrecht zur Oberfläche, um nach dem Überschreiten der höchsten Spitze des Stipes allmählich wieder schräg zu werden, jedoch nach der entgegengesetzten Richtung wie früher. Auch die seitlichen Ränder des Rostellums sind von derartigen Epidermiszellen umkleidet.

Am unteren Ende des Stipes, also dort, wo er an die Klebscheide grenzt, befindet sich ein schon von Darwin beschriebenes Gelenk, welches es ermöglicht, „daß der Stiel rückwärts und vorwärts spielen kann, soweit es das nach oben gewendete Ende der Scheibe gestattet" (Darwin, a. a. O., S. 157). Nach den Beobachtungen Crügers[1] an *Catasetum tridentatum* und dem zugehörigen weiblichen „*Monachanthus viridis*" liegt infolgedessen „wenn die Hummel umhergeht . . . . . die Pollenmasse platt auf dem Rücken und den Flügeln; wenn das Insekt aber in eine weibliche Blüte eintritt, an der das Labellum immer nach oben gekehrt ist, fällt das Pollinium . . . . durch sein eigenes Gewicht zurück und liegt an der Vorderfläche des Säulchens. Wenn das Insekt rückwärts aus der Blüte herausgeht, so werden die Pollinien vom oberen Rande der Narbenhöhle gefangen, welcher ein wenig von der Fläche des Säulchens vorspringt."

Die anatomische Untersuchung der Gelenkstelle lehrte, daß hier die eigenartigen Epidermiszellen des Stipes fehlen. Dafür treten kleine, etwas nach außen vorgewölbte Zellen auf, deren Wände kräftig, aber doch viel dünner wie die der früher beschriebenen Zellen sind. Die Außenwanddicke vor allem beträgt nur etwa $^1/_5$ von der der abgebildeten Epidermiszellen. An die äußerste Zellage schließen sich etwas gestreckte Zellen an, die gleichfalls wesentlich kleiner und zartwandiger sind als die entsprechenden Zellen des oberen Stipesteiles. Im ganzen beträgt die Dicke des Gelenkes etwa $^1/_3$ der des übrigen Stipes. Die Gelenkstelle ist sehr kurz und scharf von der Klebscheibe und dem oberen Teile des Stipes geschieden. Sie kann, abgesehen von den erwähnten Dickenunterschieden, auch deshalb gut funktionieren, weil an ihr die seitliche Einrollung des Stipes aufhört.

---

1) Crüger, H., A few Notes on the Fecundation of Orchids and their Morphology. Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Botany, Vol. VII, 1864, p. 127 to 135, Plate IX. Zitiert nach Darwin, a. a. O., S. 176.

An Querschnitten durch Säulen, welche ihren Stipes noch besitzen, erkennt man, daß dieser das Rostellum auch zu beiden Seiten umfaßt. Diese seitlichen Partien sind es, welche beim Abspringen des Stipes sich so stark einkrümmen, daß sie an der Stelle, wo sie am breitesten sind, sich fast oder ganz berühren. Die Epidermiszellen erscheinen am Querschnitt ziemlich schmal und bilden hier ein palisadenartiges Gewebe (Taf. VI, Fig. 2). Die schlauchförmigen Enden haben kreisrunden Querschnitt und lassen jetzt ihre Zusammengehörigkeit mit den Epidermiszellen nicht erkennen. Auch die Querschnitte der folgenden Zellagen nähern sich der Kreisform. Überall ist das aus Zellulose bestehende Innenhäutchen leicht zu erkennen.

Ein Oberflächenschnitt zeigt die in der Längsrichtung des Stipes gestreckten, mit geraden, sehr dicken Wänden aneinander grenzenden Epidermiszellen. Stellenweise treten längsverlaufende Furchen auf, die durch Einsenkung einer Reihe von Epidermiszellen zustande kommen. Wird ein Oberflächenschnitt von der Innenseite betrachtet, so lassen sich die schlauchförmigen Verlängerungen der Epidermiszellen gut beobachten. Der Stipes ist in blühreifen Knospen meist schon mehr oder weniger vom Rostellum abgelöst. Die Lösung beginnt an der Ansatzstelle der Klebscheibe und reicht oft hoch hinauf; doch ist das obere Ende des Stipes mit dem Rostellum stets noch verwachsen. Die letzte Verbindung bildet ein meristemartiges Gewebe, welches am tiefsten Punkte der unter der Anthere liegenden Grube auftritt und hier an die Gewebe des Stipes anschließt. Ebenso sind die seitlichen Ränder des Stipes bis zur Abschleuderung mit einem jugendlichen, gänzlich undifferenzierten Gewebe mit den Seiten des Rostellums verbunden. Auch die äußerste Zellage nimmt nicht den Charakter einer Epidermis an, sondern bleibt ganz zartwandig. Die sich loslösenden Teile des Stipes zeigen ein starkes Verlängerungsbestreben, welches sich in einer deutlichen Vorwölbung äußert.

An das früher beschriebene Gelenk schließt sich die große Klebscheibe an. In jüngeren Knospen ist diese rückwärts noch ganz mit dem Rostellum verwachsen. Später tritt Auflösung einiger Zellagen in der in Textfig. 1 punktierten Linie ein. In Knospen, die knapp vor dem Aufblühen standen, fand ich die Klebscheibe nur mehr am oberen und an den seitlichen Rändern mit wenigen Zellreihen mit dem Rostellum verbunden. Der ganze mittlere Teil der Scheibe war bereits völlig losgelöst. Die sich lösenden Zellen

bilden die Fortsetzung des Trennungsgewebes, welches am Stipes entlang läuft. Sie haben ebenfalls sehr zarte Wände, lassen hier aber deutlich erkennen, daß sie von einer Zellreihe abstammen, deren Elemente sich mehrfach tangential geteilt haben (Taf. VI, Fig. 3). Es handelt sich um lebende Zellen mit ziemlich kräftig entwickelten Protoplasten. Die in der blühreifen Knospe noch nicht aufgelösten Zellen an den Rändern der Klebscheibe sind etwas derbwandiger und noch ungeteilt. Sie bilden ein ziemlich festgefügtes, von wenigen Interzellularen durchsetztes Gewebe.

An der Klebscheibe lassen sich schon makroskopisch zwei Teile unterscheiden: ein fester Sockel, der an die Trennungsschicht und an das Gelenk des Stipes grenzt, und eine breiige Masse, welche als Klebstoff dient. Nach der Ausschleuderung erstarrt diese Substanz an der Luft sehr rasch und verfärbt sich bräunlich; in Wasser dagegen quillt sie auf und bleibt weich. Die Masse ist außerordentlich klebrig und haftet nach dem Erstarren sehr fest an der Unterlage.

Es sei hier zunächst der Aufbau des Sockels beschrieben. An frischem Material sieht man, daß er aus ziemlich gleichartigen, außerordentlich reich getüpfelten Zellen besteht (Taf. VI, Fig. 3, 4), welche von einer fast homogenen, stark lichtbrechenden Substanz erfüllt sind. Diese verschwindet in absolutem Alkohol und besonders in Xylol ziemlich rasch und ist daher in den Mikrotomschnitten nicht mehr vorhanden. Dafür erkennt man an diesen einen zarten Protoplasten und den Zellkern in jeder Zelle. Der stark lichtbrechende Inhalt färbt sich mit Sudan III und Alkannatinktur intensiv, wird in Jodlösungen braun und ist wohl mit dem noch zu beschreibenden Stoff, der sich in der Klebmasse befindet, identisch. Die Zellwand erhält in Chlorzinkjod sofort eine schwarzviolette Färbung, besteht also aus Zellulose.

Die Dicke des Sockels beträgt etwa 10—12 Zellagen, auf welche unvermittelt die Klebmasse folgt. Überträgt man von dieser Stückchen auf den Objektträger in Wasser und sorgt man durch einen leichten Druck auf das Deckglas dafür, daß sie nur eine dünne Schicht bildet, so erkennt man bei mikroskopischer Betrachtung eine Menge dunkler Klümpchen, welche von vielen glänzenden Kügelchen durchsetzt und in einer farblosen, durchscheinenden Grundsubstanz eingebettet sind. Gelegentlich findet man auch Stellen, wo der Auflösungsprozeß noch nicht so weit fortgeschritten ist und man erkennt nun, daß die schaumigen Massen dem Zell-

inhalt entsprechen und die durchscheinende Grundsubstanz aus gequollenen Wänden besteht, deren Mittellamellen manchmal noch erhalten sind (Taf. VI, Fig. 5). Auch Zellkerne kann man erkennen, die weiß und gänzlich strukturlos erscheinen.

Ich versuchte zunächst über die chemische Natur des Zellinhalts näheres zu erfahren und stellte zu diesem Zwecke folgende mikrochemische Reaktionen an. Kalter, absoluter Alkohol löst die Masse nur wenig, warmer Alkohol wesentlich rascher. In Chloroform lösen sich die Kügelchen sofort, wobei sie zunächst zu großen schaumigen Klumpen sich vereinigen, dann in kleine Tröpfchen zerfallen, die schließlich zerfließen. Weniger rasch erfolgt die Lösung in Xylol und Benzol. Konzentrierte Salzsäure löst langsam, viel rascher 10% Kalilauge. In dieser sowie in Eau de Javelle, das etwas schwächer wirkt, werden die Massen erst gelb gefärbt. Sudan III und Alkannalösung färben lebhaft rot, Jodlösungen dunkelbraun. Nach den beschriebenen Reaktionen handelt es sich wohl um einen harzartigen Körper, möglicherweise auch um Kautschuk, für welchen es eine eindeutige mikrochemische Reaktion bekanntlich bisher nicht gibt. Die für Harze charakteristische Unverdorben-Franchimontsche Reaktion, nämlich Grünfärbung nach längerem Liegen in konzentrierter, wässeriger Kupferazetatlösung, gab kein klares Resultat. Es hatte sich nämlich nach einmonatlichem Liegen in der Flüssigkeit die Klebmasse wohl makroskopisch grün gefärbt, doch war es bei mikroskopischer Betrachtung nicht möglich, eine Färbung der Inhaltsmassen nachzuweisen.

Wir wollen uns nunmehr den gequollenen Zellwänden zuwenden. Diese färben sich in Chlorzinkjod gar nicht und quellen in diesem Reagens noch weiter auf; von Farbstoffen geben Kongorot und Eosin die besten Resultate. In wässerigen Lösungen dieser Substanzen färben sich die gequollenen Wände rosa, in Methylenblau nehmen sie eine schwach bläuliche Färbung an, in den Mikrotomschnitten sind sie durch Orange gefärbt. Keinerlei Erfolg haben Kallose-Farbstoffe, wie Anilinblau und Korallinsoda. Ein höchst eigenartiges Bild erhält man bei Zusatz von absolutem Alkohol. Die plötzliche Entwässerung hat ein momentanes Zusammenschrumpfen der Wände zur Folge und man erkennt nun eine Menge kugeliger oder eiförmiger Körper, die zweifach oder dreifach zusammengesetzt sind und lebhaft glänzen. Die Kugeln liegen lose oder sind durch Fäden miteinander verbunden. Sie können durch

Wasser jederzeit wieder aufgequollen werden, quellen auch nach Vorbehandlung mit absolutem Alkohol etwas in Xylol, Benzol und Chloroform. In Kalilauge schwellen sie sehr stark an, ohne sich aber zu lösen.

Erst die Betrachtung von Mikrotomschnitten durch Klebscheiben, welche Knospen entnommen waren, gab über die Natur dieser Körper Aufschluß. Man erkennt an diesen (Taf. VI, Fig. 4) entwässerten und in Kanadabalsam eingebetteten Schnitten noch vollkommen den zelligen Aufbau der Klebmasse und sieht, daß die Zellwände an genau gegenüberliegenden Stellen, ferner in den Zellecken halbkugelig aufquellen; so erklären sich die doppelt oder dreifach zusammengesetzten Kugeln. Diese hängen an den Schnitten noch überall zusammen, und zwar sind sie durch sehr feine Wandpartien miteinander verbunden, welche sich dann als Mittellamellen durch die Kugeln verfolgen lassen. Es gelingt jetzt auch, diese zarten Wände zu färben. Sie werden in Chlorzinkjod braun und färben sich gut mit Rutheniumrot, auch etwas mit Methylenblau. Diese Membranstücke bestehen also wohl aus leicht löslichen Pektinstoffen und ermöglichen den Zerfall der Zellwände in einzelne Teile.

Über die chemische Natur der Membrankugeln läßt sich Sicheres nicht aussagen. Jedenfalls wird man sie den verschleimten Pflanzenmembranen zuzurechnen haben und wenn wir uns an die Einteilung der Pflanzenschleime in Zellulose-, Pektin- und Kalloseschleime halten, so sind sie am ehesten den erstgenannten zuzuzählen. Gegen ihre Natur als Pektin- oder Kalloseschleime spricht vor allem die Tatsache, daß sie sich in den angeführten quellenden Reagentien niemals vollständig auflösen und ferner die charakteristischen Farbenreaktionen nicht geben. Dagegen spricht die gute Färbbarkeit in Kongorot für Zelluloseschleim, ebenso das Ausbleiben der Färbung in Chlorzinkjod, welches allerdings manche Zelluloseschleime bläut, die andern Schleimarten aber braun färbt. Bemerkt sei noch, daß man an den harzfreien Mikrotomschnitten in den Zellen deutlich einen vakuolenreichen Protoplasten mit einem stark geschrumpften Zellkern erkennen kann.

Betrachten wir jetzt die chemische Natur der Klebmasse im Zusammenhange mit der Aufgabe, welche diese zu erfüllen hat, so müssen wir sagen, daß die gebildeten Stoffe in hohem Maße geeignet sind, als Klebstoffe zu dienen. Zweierlei klebrige Substanzen, ein harz- oder kautschukartiger Körper und eine Schleimmasse werden gebildet, die beide bei Austrocknung rasch erstarren und

dann das außerordentlich feste Ankleben der Scheibe bewirken. Die Aufgabe der Schleimkugeln liegt meines Erachtens besonders noch darin, daß sie die Harzmassen zunächst auseinanderhalten und so verhindern, daß diese zu einem festen Klumpen zusammenschmelzen. Daraus erklärt sich auch die lockere Beschaffenheit der frischen Klebsubstanz, welche erst beim Eintrocknen sich zu einer festen Masse verbindet.

Die Pollinien sind, wie schon erwähnt wurde, mit dem Stipes durch je ein elastisches Band verbunden. Diese Bänder sind gelb gefärbt und tütenförmig eingerollt, wobei die Spitze der Tüte der Anheftungsstelle am Stipes entspricht. Wie schon Darwin angibt, erfolgt die Verbindung der Pollinien mit dem Stipes erst in einem ziemlich vorgeschrittenen Knospenstadium. Nach meinen Beobachtungen kommt die Anheftung folgendermaßen zustande. Die Pollinien sind derart eingerollt, daß sie eine lange, etwas abgeplattete Röhre bilden, welche auf der der Säule zugewendeten Seite der Länge nach geschlitzt ist. Im Innern dieser Röhre befindet sich in jugendlichen Knospen ein Gewebezylinder, welcher durch den Schlitz mit der Antherenwand, die in diesem Alter noch undifferenziert ist, in Verbindung steht: in blühreifen Knospen dagegen ist dieses Gewebe verschwunden, der Raum im Innern der Pollinien ist leer. An Zwischenstadien konnte ich erkennen, daß der ursprünglich meristematische Gewebezylinder bald degeneriert, die Verbindung mit der Antherenwand wird aufgelöst und es bleibt schließlich nur eine Gewebemasse am basalen Ende des Polliniums übrig. Hier ragt diese Masse aus dem Ende des Polliniumschlitzes hervor und kommt nun — wohl durch das Wachstum der einzelnen Teile — mit dem Stipes in Verbindung und klebt an diesem an. Die mikroskopische Untersuchung der fertigen Bänder lehrt, daß sie aus weißen, stark gequollenen Zellwänden bestehen, zwischen welchen der Zellinhalt in Form einer stark lichtbrechenden Masse auftritt, welche dieselben Reaktionen wie der Zellinhalt der Klebscheibenzellen gibt und wohl mit diesem identisch ist. Die Klebrigkeit der Bänder dürfte auf den Zellinhalt, die Elastizität auf die Beschaffenheit der Zellwände zurückzuführen sein. Die Elastizität ist eine so hohe, daß die Bänder auf ein Mehrfaches ihrer Länge gedehnt werden können, ohne daß die Elastizitätsgrenze überschritten wird.

Im Anschluß an die anatomische Beschreibung des Pollinariums seien noch einige anatomische Einzelheiten anderer Teile der

Catasetum-Blüte erwähnt. Den Bau der Antennen von *Catasetum fimbriatum* habe ich in meiner früher zitierten Arbeit beschrieben, ebenso das im Labellum vorhandene Futtergewebe, welches Eiweiß und Stärke enthält. Außer dem schon erwähnten Gefäßbündel, welches in das Rostellum mündet, verläuft noch ein zweites Bündel in der Medianebene an der Rückenwand der Säule bis in deren Spitze. Hier wendet es sich in spitzem Winkel um und setzt sich nach abwärts in die Anthere fort. An der Stelle des Umbiegens liegen zahlreiche, große, speichertracheidenartige Zellen mit vielen langgestreckten Tüpfeln, welche senkrecht zur Längsrichtung der Elemente verlaufen. Die Zellen enthalten einen zarten plasmatischen Wandbelag mit Zellkern. Die Wände der Antherenfächer sind innen mit 4—5 Schichten von Zellen ausgekleidet, welche sehr kräftige Verdickungsleisten besitzen. Die Anordnung derselben ist ähnlich der für *Lilium* bekannten. Die Zellen der Pollinien sind durch kräftige Wände voneinander getrennt. In jeder Zelle ist der vegetative und der generative Kern, letzterer meist von einer hyalinen Plasmapartie umgeben, leicht zu erkennen. Die Wände der peripheren Zellen sind nach außen zu stark verdickt und fast ganz kutinisiert. Die einzelnen Tetraden sind hier häufig etwas voneinander getrennt (vgl. die entsprechende Figur für *Cycnoches*, Taf. VI, Fig. 6). Zum Schluß sei noch bemerkt, daß die zum Vergleiche untersuchten Arten: *C. callosum* Lindl., *C. Trulla* Lindl., *C. purum* Nees et Sin. und *C. luridum* Lindl. im Bau des ganzen Pollinariums im wesentlichen mit *C. fimbriatum* übereinstimmen. Die Antennen der beiden erstgenannten Arten habe ich schon an früherer Stelle beschrieben. Bei *C. purum* sind sie sehr lang, annähernd parallel und fast ganz vom Labellum eingeschlossen; nur ihre Spitzen ragen über dieses vor. Die Lippe ist durch starke Vorwölbung des vorderen Endes und der Seitenränder soweit verschlossen, daß größere Insekten nur von der Säule aus, also über die Antennen, in die Höhlung des Labellums gelangen, wobei sie mit ihrem Rücken die Antennenspitzen streifen müssen. Die Antennen sind glatt und bestehen aus lebenden, langgestreckten Elementen; sie sind also dem ersten von mir seinerzeit beschriebenen Typus anzureihen. Das Labellum ist außen grün, innen braun gefärbt und enthält in der papillösen inneren Epidermis und den darunterliegenden Schichten in großer Menge Öltröpfchen und feinste Stärkekörnchen als Futter für die Blütenbesucher. Das Labellum ragt zufolge Ausbleibens der Torsion des Fruchtknotens fast senk-

recht nach aufwärts, die Säule liegt horizontal und die übrigen, dunkelgrünen Blätter der Blüte bilden einen nach abwärts gewendeten Helm. *C. luridum* zeigt ähnliche Verhältnisse, doch ist hier der Fruchtknoten gedreht. Die Lippe liegt horizontal, ist vorne etwas herabgeschlagen, ihre Seitenränder sind aufgebogen. Alle übrigen Blätter der Blüte bilden einen Helm, welcher der Lippe seitlich fest anliegt und sie oben verschließt, so daß ein Insekt nur vom Vorderende der Lippe aus durch eine niedrige Öffnung in das Innere der Blüte gelangt. Die Grundfarbe der Blüte ist gelbgrün. Auf der Innenseite der paarigen Petalen und der Sepalen finden sich zahlreiche rotbraune Flecken. Die Lippe ist außen grün, innen dunkelgelb, am Eingang aber rotbraun gefärbt. Im Innern treten zahlreiche, vorspringende grüne Längsleisten auf, unter welchen Gefäßbündel verlaufen. Die Prüfung auf Futterstoffe ergab wieder das Vorhandensein zahlreicher Öltröpfchen, besonders in der Epidermis. Stärke fehlte hier, doch ließ Fehlingsche Lösung deutlich erkennen, daß die Zellen reichlich Zucker enthalten. Die Epidermiszellen der Innenseite treten stellenweise auseinander, so daß Lücken und Furchen entstehen, welche das Benagen durch die Insekten wesentlich erleichtern dürften. In den tieferen Schichten des Labellums treten große mit Schleim erfüllte Zellen auf, die manchmal kleine Raphidenbündel enthalten. Die langen symmetrischen Antennen liegen der Lippe zum größten Teile auf. Sie sind rotbraun gefärbt und ähnlich wie die von *C. purum* gebaut. Allen untersuchten *Catasetum*-Arten ist gemeinsam, daß die ganze Narbenhöhle nicht von einer festen Epidermis begrenzt, sondern mit losen Zellen ausgekleidet ist. Dies kommt dadurch zustande, daß die ursprünglich vorhandene Epidermis nebst 4—6 Lagen darunterliegender langgestreckter Zellen einem Auflösungsprozesse unterliegt. Die Wände quellen erst stark auf, dann lösen sich die weißlichen mittleren Schichten, bis die Zellen völlig isoliert sind. Demselben Lösungsprozesse unterliegen die inneren Schichten der Antennen. Sämtliche von mir beobachteten Arten besitzen einen intensiven angenehmen Geruch, der sehr an den Geruch der *Stanhopea*-Arten erinnert.

Bemerken möchte ich schließlich, daß bei *C. fimbriatum* und ebenso bei *Cycnoches maculatum* jene Blüten, die ihr Pollinarium ausgeschleudert haben, sehr rasch, manchmal schon nach einem Tage, zugrunde gehen, wogegen ungereizte Blüten bis zu zwei Wochen, vielleicht auch noch länger, unverändert bleiben. Das

Absterben besteht in einem raschen Verwelken, die Blätter der Blüte werden schlaff und sind bald zu dünnen braunen Häuten zusammengeschrumpft. Durch das Abschleudern des Polinariums werden allerdings epidermislose Stellen der Blüte bloßgelegt, doch sind diese viel zu klein, um allein das rasche Verwelken zu erklären. Es liegt vielmehr zweifellos eine interessante Reizerscheinung vor, die ein näheres Studium verdient. Der ökologische Vorteil des Vorgangs liegt auf der Hand: durch das Absterben der pollenlosen Blüten wird bewirkt, daß die Insekten sich nicht mehr diesen, sondern nur den noch pollentragenden Blüten des Blütenstandes zuwenden.

2. *Cycnoches.*

Auch die Gattung *Cycnoches* entwickelt zweierlei Blüten, männliche und weibliche. Bei der Sektion *Eucycnoches*[1]) unterscheiden sich beiderlei Blüten hauptsächlich durch den Bau der Säule; bei der Sektion *Heteranthae* dagegen sind männliche und weibliche Blüten völlig verschieden. Das von Darwin untersuchte und abgebildete (Fig. 39, S. 188) *C. ventricosum*[2]) gehört zur ersteren Sektion, die von mir am eingehendsten studierte Spezies *C. maculatum* Lindl[3]) zur letzteren. Die männlichen Blüten von *C. maculatum* (Textfig. 2) bilden eine lange herabhängende Ähre. Sepalen und Petalen sind, abge-



Fig. 2. *Cycnoches maculatum* Lindl. Männliche Blüte in natürlicher Größe. Das Pollinarium ist abgeschleudert (Original).

---

1) Vgl. Rolfe, R. A., A Revision of the Genus *Cycnoches*. The Orchid Review, Bd. XVII, 1909, p. 269 ff.

2) Das nach Darwin abgebildete *C. ventricosum* ist von dem in Engler-Prantl Nat. Pflanzenfamilien, Bd. II, Abt. 6, S. 160 abgebildeten und beschriebenen *C. ventricosum* Lindl. völlig verschieden, da dieses nach der Abbildung zur Sektion *Heteranthae* gehört. Auch sind in Abbildung und Text männliche und weibliche Blüte stets verwechselt.

3) Vgl. Rolfe, R. A., *Cycnoches maculatum*. The Orchid Review, Bd. XVII, 1909, p. 273, Fig. 21.

sehen vom Labellum, von ziemlich gleichem Aussehen. In der offenen Blüte sind sie stark nach rückwärts geschlagen, schließlich eingerollt. Sie sind gelbgrün gefärbt und mit zahlreichen schwarzroten Punkten versehen. An dem aufrecht stehenden oder etwas zurückgeschlagenen Labellum können drei Teile unterschieden werden. Auf einem grün gefärbten festen Sockel (dem Hypochil) sitzt ein bogig nach rückwärts gekrümmtes elastisches Gelenk (Mesochil), welches ein derberes blattartiges Endstück (Epichil) trägt (vgl. den Längsschnitt Textfig. 3). Dieses Endstück läuft in eine lanzettliche zurückgeschlagene Spitze aus und besitzt im unteren Teile eine Grube. Die Ränder des Labellums springen hier zu beiden Seiten vor und tragen je 5—6 etwa 3—5 mm lange Zipfel; ein weiterer springt über die Grube in der Mitte vor. Zwei ähnliche, aber etwa doppelt so starke Vorsprünge stehen nebeneinander an der Basis der Grube. Der unterste Teil des Labellums ist, wie erwähnt, grün gefärbt, die übrigen Teile sind erst schneeweiß und werden später elfenbeinfarben. Rote Flecken treten besonders auf der Rückenseite und am Hypochil, sonst nur vereinzelt auf.

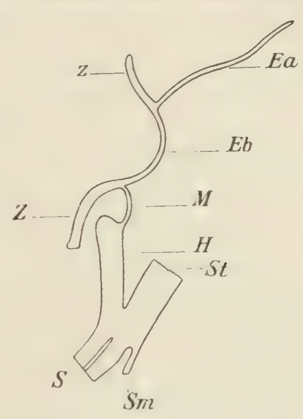


Fig. 3. Schematischer Längsschnitt durch das Labellum von *Cycnoches maculatum*. *Ea* = blattartiger Teil, *Eb* = grubiger Teil des Epichils, *M* = Mesochil (Gelenk), *H* = Hypochil, *S* = Säule, *St* = Blütenstiel, *Sm* = das mediane Sepalum, alle drei abgeschnitten. Das Epichil trägt oben den medianen Zipfel = *z*, unten den in Wirklichkeit etwas tiefer liegenden Zapfen = *Z*. Vergr. 2.

Gegenüber der Basis des Labellums entspringt die eigenartige Säule. Diese ist ungewöhnlich lang, bogig gekrümmt und trotz ihrer schlanken Form ziemlich kräftig. Sie ist grün gefärbt und schwarzrot punktiert. An ihrem freien Ende, das infolge der starken Krümmung dem Labellum zugekehrt ist, trägt sie die Anthere, welche mit einem feinen fadenförmigen Band, das wohl als Filament anzusehen ist, mit dem Säulenende in Verbindung steht. Zu beiden Seiten dieses Bandes springen zwei kleine blattartige Zipfel der Säule vor, die der Oberseite der Anthere aufliegen. Letztere ist zweifächrig und enthält zwei Pollinien, welche auch hier mit kleinen elastischen Fortsätzen mit dem Stipes verbunden sind. Dieser besteht wieder aus den äußersten

Zellagen des Rostellums (vgl. Textfig. 4 und 5), ist sehr stark gebogen und vom Rostellum in der offenen Blüte bereits größtenteils losgelöst. Das bei *Catasetum* auftretende basale Gelenk fehlt hier gänzlich. Die Klebscheibe ist sehr groß und besitzt einen Lappen, der nach abwärts reicht und den Eingang in die Narbenhöhle wie ein Vorhang verschließt. Von der Narbenhöhle führt ein offener Narbenkanal bis zur Basis der Säule.

Über die Reizbarkeit und die besonders empfindlichen Stelleu soll erst später berichtet werden. Hier sei nur erwähnt, daß bei gewissen Berührungen des Säulenendes eine Abschleuderung des Stipes samt Klebscheibe und Anthere erfolgt, die mit großer Kraft vor sich geht. Die Klebscheibe löst sich zuerst. Sie fliegt erst nach oben, dann nach rückwärts, und der mit ihr verbundene Stipes nimmt die Pollinien samt der Anthere mit, wobei das früher beschriebene zarte Filament entzweireißt. Die anfängliche Verbindung der Anthere mit der Säule gibt einen Drehpunkt für die Bewegung ab und ist für die bogige Flugrichtung des Pollinariums ausschlaggebend. Ein vorzeitiges Abreißen des Filamentes wird dadurch verhindert, daß die steifen blattartigen Enden der Säule die Anthere herabdrücken. Hat man den Schleudervorgang durch entsprechende Berührung mit dem Finger ausgelöst, so trifft das Pollinarium diesen stets. Wie bei *Catasetum* erhärtet die Klebmasse nach dem Ausschleudern sehr rasch und haftet dann außerordentlich fest auf der Unterlage. Der Stipes ist nach dem Ausschleudern so stark nach rückwärts gekrümmt, daß die Anthere der Rückseite der Klebscheibe aufliegt: nach 5—15 Minuten streckt er sich dann gerade und verbleibt in dieser Lage. Eine Einkrümmung der seitlichen Ränder des Stipes ist hier nur in geringem Maße zu beobachten, was damit zusammenhängt, daß dieser das Rostellum seitlich nur wenig umfaßt. Im Gegensatze zur Beobachtung Darwins an *C. ventricosum* konnte ich ein Abfallen der Anthere nach der Geradestreckung des Stipes nur selten beobachten: doch läßt sie sich stets sehr leicht abstreifen.

Ich will nunmehr zur Beschreibung des anatomischen Baues der einzelnen Teile übergehen. Die anatomischen Verhältnisse des Stipes weichen auffallenderweise von den für *Catasetum* beschriebenen nicht unerheblich ab. Auch bei *Cycnoches* ist eine mächtige Epidermis mit sehr starken Wänden vorhanden, doch fehlt diesen Zellen das für *Catasetum* so charakteristische schlauchförmige Ende; überdies treten in der Epidermis nicht selten Teilungen auf

(Taf. VI, Fig. 7). Die genauere Untersuchung läßt auch hier, abgesehen von der derben Kutikula, drei Schichten erkennen. Das Lumen wird von einer Innenlamelle umkleidet, darauf folgt eine zweite Schicht, die hier aber nicht nur nach außen zu entwickelt ist, sondern sich deutlich rings um die Zelle verfolgen läßt. Oberseits setzt diese Lamelle direkt an die Kutikula an, und die dritte Schicht tritt nur in den Radialwänden auf, von welchen aus sie sich in die Mittellamellen der folgenden Zellen fortsetzt. Die für *Catasetum* beschriebene Streifung der zweiten Lamelle ist nur hin und wieder schwach zu erkennen. Das chemische Verhalten der einzelnen Schichten ist dasselbe wie bei *Catasetum*. Die innerste Lamelle gibt deutliche Zellulosereaktionen, die zweite färbt sich mit Chlorzinkjod schwächer, die dritte gar nicht. Diese ist wieder in Salzsäure leicht löslich, so daß man durch Anwendung dieser Säure alle Zellen isolieren kann. Die Kutikula sowie auch die übrige Epidermisaußenwand zeigt an eingerissenen Epidermiszellen das deutliche Bestreben, sich nach auswärts einzukrümmen. Die Zellen enthalten reichlich Plasma, das Fetttröpfchen und einen großen Zellkern einschließt.

Die auf die Epidermis folgenden Zellen sind langgestreckt, dabei aber stets etwas wellig gebogen. Ihre innerste Membranlamelle ist oft so dünn, daß sie nur nach Chlorzinkjodbehandlung durch Blaufärbung deutlich hervortritt. Dann folgt eine in der genannten Lösung ungefärbt bleibende Schicht, welche der mittelsten Lamelle in den Radialwänden der Epidermis entspricht. Sehr auffällig ist, daß diese Mittelschichten zwischen sich reichlich Kutinmassen einschließen, welche teils miteinander verbunden, teils unterbrochen sind und häufig tüpfelartig gekerbt erscheinen, obwohl die Wände ziemlich wenig Tüpfel erkennen lassen. Daß es sich tatsächlich um Kutin handelt, läßt sich aus folgenden Reaktionen ziemlich sicher ableiten: Chlorzinkjod färbt braun, Sudan III rot, und konzentrierte Schwefelsäure vermag die Substanz auch beim Erhitzen nicht zu lösen. Überdies ist das Lichtbrechungsvermögen dem der Kutikula gleich. Die Aufgabe der Kutineinlagerung glaube ich darin erblicken zu sollen, daß sie die Transpiration des abgeschleuderten Stipes auf der Innenseite herabsetzt. Diese besitzt keine Kutikula, auch fehlt der bei *Catasetum* durch Einrollung der Seitenränder bewirkte Schutz.

An die langgestreckten Elemente schließen sich kürzere, reicher getüpfelte an, dann folgt das Trennungsgewebe. Dieses ist auch

bei *Cycnoches* äußerst zartwandig, unterscheidet sich aber von dem bei *Catasetum* auftretenden dadurch, daß es viele Zellagen einnimmt, welche allmählich zugrunde gehen. Auch erfolgt die Lösung nicht gleichmäßig, sondern es bleiben zwischen großen Lücken noch dünne fadenförmige Verbindungen zwischen Stipes und Rostellum erhalten, welche aus zugrunde gegangenen Zellen bestehen und erst bei der Abschleuderung zerrissen werden.

An Querschnitten durch den Stipes, der bei *Cycnoches* das Rostellum seitlich nicht umfaßt (Taf. VII, Fig. 8), sind die anatomischen Verhältnisse den für *Catasetum* beschriebenen sehr ähnlich; doch erkennt man auch hier deutlich die Kutinmassen zwischen den Zellen, ferner zeigen sämtliche Wände eine auffallende Querstreifung. Das Trennungsgewebe reicht bis an den Rand. Die letzte Verbindung wird durch die ziemlich kräftige Epidermis der Rostellum-Seitenwände gebildet.

Auch die Klebscheibe weicht in ihrem Bau einigermaßen von der für *Catasetum* beschriebenen ab. Unterschiede finden sich vor allem bei dem mit dem Stipes verwachsenen Sockel, der aus schräggestellten langen Zellen besteht, welche nicht so derb und weniger getüpfelt sind (Taf. VII, Fig. 9). Auf den Sockel folgt übergangslos die Klebmasse. Diese zeigt frisch in Wasser beobachtet (Taf. VII, Fig. 10) ein etwas anderes Aussehen als die von *Catasetum*; hier sind nämlich die Schleimkugeln ohne weiteres zu erkennen. Sie sind meist regellos gelagert, nur manchmal gelingt es noch, ihren Zusammenhang zu erkennen. Die Entstehung der Schleimkugeln ist, wie Mikrotomschnitte durch jüngeres Material lehren (Taf. VII, Fig. 11), dieselbe wie bei *Catasetum*. Auch die Reaktionen sind die gleichen, wieder erfolgt in starkem Alkohol Schrumpfung, in Laugen Quellung usw. Die Inhaltsmassen sind undurchsichtig, die Tröpfchen kleiner. Chloroform löst sie sofort, auch die übrigen Reaktionen verlaufen wie bei *Catasetum*.

Das Trennungsgewebe zwischen Sockel und Rostellum besteht aus zarten, reihenweise angeordneten Zellen. In der fertigen Blüte ist es zum größten Teile bereits aufgelöst. Als letzte Verbindung dient dann an den Rändern ein wenige Zellagen breites Gewebe dünnwandiger, ziemlich fest gefügter Parenchymzellen.

Die Anthere, welche in der Knospe noch teilweise mit der Säulenspitze verwachsen ist (vgl. Textfig. 5), bildet einen kräftigen vorhangartigen Lappen, der fast bis zur Hälfte des Stipes reicht und jedenfalls dazu beiträgt, daß die Anthere mit den Pollinien

bei der Abschleuderung mitgerissen wird (Textfig. 4 und 5). Das fadenförmige Filament enthält ein von der Epidermis und einigen Parenchymzellagen umgebenes Gefäßbündel, das hauptsächlich aus Tracheiden besteht. Dieses Bündel setzt sich in der Medianebene der Anthere bis an das Ende des beschriebenen Lappens fort. Es entstammt der Säule und verläuft an deren Unter- bezw. Außenseite. Ein zweites, dem beschriebenen in der Säule paralleles

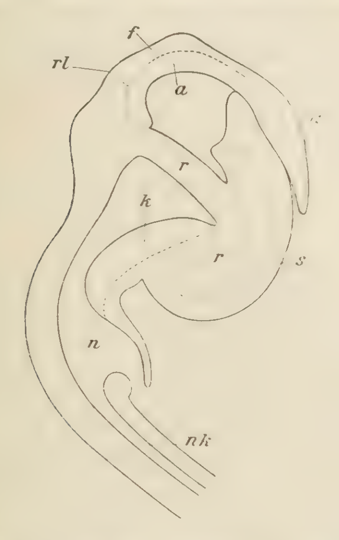


Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch das Säulenende einer Knospe von *Cycnoches maculatum* Lindl.

f = Filament, *a* = Anthere, *rl* = Rißlinie des Filamentes, *s* = Stipes, *r* = Rostellum, *k* = Klebscheibe, *n* = Narbenhöhle, *nk* = Narbenkanal. Die Trennungslinien sind punktiert eingetragen. Das zwischen Stipes und Rostellum gelegene Gewebe geht später zugrunde. Die Grenze zwischen Sockel und Klebmasse der Klebscheibe ist durch eine Strichlinie angedeutet, ebenso die Verwachsungslinie von Filament und Anthere. Vergr. 10.

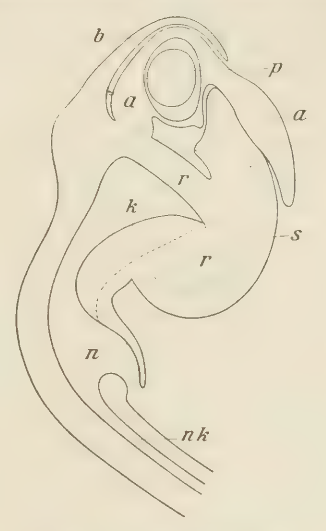


Fig. 5. Etwas seitlich der Medianlinie geführter Längsschnitt durch das Säulenende einer Knospe von *Cycnoches maculatum*.

p = Pollinium, *b* = blattartiger Anhang der Säule. Die übrigen Bezeichnungen und die Trennungslinien wie in Fig. 4. Vergr. 10.

Bündel biegt in das Rostellum ein und endet in der Nähe der Klebscheibe. Die Rißlinie des Filamentes ist in Textfig. 4 eingezeichnet. Obwohl das Abreißen stets an derselben Stelle erfolgt, konnte ich an dieser keine anatomischen Besonderheiten nachweisen. Die Pollinien stellen unten offene Hohlkugeln dar; anatomisch gleichen sie denen von *Catasetum* (Taf. VI, Fig. 6).

Schließlich bedarf noch das Labellum einer genaueren Beschreibung. Dieses wird meist von 13 Gefäßbündeln durchzogen, welche an der dünnen, durchsichtigen Gelenkstelle leicht zu sehen sind. Jedes Gefäßbündel mündet in einen der beschriebenen Vorsprünge. Von den sieben obersten Zipfeln führen Bündelabzweigungen in die Spitze des Labellums. Die bisherigen Beobachtungen an Catasetiden und anderen Orchideen[1]) machten es wahrscheinlich, daß auch hier das Labellum ein Futtergewebe enthalte. Eine Prüfung verschiedener Partien mit Millonschem Reagens und anderen zum Nachweis von Eiweiß benutzten Reagentien ergab keinen Erfolg. Ebensowenig konnte Zucker oder Stärke nachgewiesen werden. Dagegen enthalten fast alle Zellen des Labellums stark lichtbrechende Tropfen, die in besonders großer Menge in den beschriebenen Vorsprüngen auftreten; hier sind die etwas papillösen Epidermiszellen fast ganz davon erfüllt (Taf. VII, Fig. 11). Die Tropfen färben sich in Sudan III und Alkannatinktur intensiv rot, werden durch Osmiumsäure geschwärzt und sind in starkem Alkohol löslich. Es handelt sich anscheinend um ein fettes Öl, das geruchlos und nicht klebrig ist, wodurch es sich sofort von dem harzigen Inhalt der Klebscheibe unterscheidet. Letzterer nimmt auch in Sudan eine wesentlich gelbere Färbung an. Die Zipfel enthalten ferner große, isolierte Speichertracheiden mit feinen Spiralbändern, ähnlich denen, die in den Kannen von *Nepenthes* vorkommen.

Das gleichfalls anatomisch genau untersuchte *Cycnoches stelliferum* Lodd. stimmt mit *C. maculatum* weitgehend überein. Die männliche Blüte ist der der letztgenannten Spezies sehr ähnlich, nur ist sie wesentlich kleiner und nicht rot gefleckt. Der Bau der Säule und des Labellums zeigt so wenig Unterschiede, daß darauf nicht näher eingegangen zu werden braucht. Von *Cycnoches chlorochilon* Lindl., das zur Sektion *Eucycnoches* gehört, standen mir nur eine in Alkohol konservierte und eine lebende Blüte zur Verfügung. Die Blüten sind ungewöhnlich groß (Gesamtlänge 13 cm, größte Breite 8 cm), ihre Blätter sind abgesehen vom Labellum ziemlich gleich gestaltet, derb und von gelbgrüner Farbe. Das unbewegliche, 6 cm lange Labellum ist fleischig und steht fast aufrecht. Der obere schüsselförmige Teil ist elfenbeinfarben, unten

1) Vgl. Haberlandt a. a. O., S. 67. — Guttenberg a. a. O. — Porsch, O., Über zwei neue Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte. Österr. Botan. Zeitschrift, LV, 1905, S. 165 ff. — Derselbe, II. Weitere Untersuchungen über Futterhaare usw. Österr. Botan. Zeitschrift, LVI, 1906, S. 41 ff.

springt ein schwarzgrüner, gefurchter Höcker vor (Textfig. 6). Die Säule ist relativ kürzer und derber, im wesentlichen aber gleich gebaut wie die von *C. maculatum.* Die anatomische Untersuchung des Pollinariums ließ keine besonderen Verschiedenheiten gegenüber *C. maculatum* erkennen. Der Stipes ist kräftiger, die Epidermis-



Fig. 6. *Cycnoches chlorochilon* Lindl.
Männliche Blüte in natürlicher Größe. Das Pollinarium befindet sich noch an der Säule (Original).

zellen sind dünnwandiger, dafür aber die darunter liegenden Schichten stärker entwickelt. An der sehr großen Klebscheibe sind gleichfalls ähnliche Verhältnisse wie bei *C. maculatum* zu beobachten. Auch hier schließt die Scheibe die Narbenhöhle vollkommen zu. Das Labellum verbreitet einen starken, angenehmen, zimtartigen

Geruch. Es enthält sowohl im weißgelben Teile, besonders aber im grünen Höcker massenhaft Öl und reichlich feinste Stärkekörnchen in den Zellen. Die Epidermis des schüsselförmigen Teiles ist ziemlich derb, glänzend glatt und daher für die Insekten wohl nicht leicht zu benagen. Der grüne Höcker dagegen zeigt die Eigentümlichkeit, daß zwischen Epidermiszellen mit kräftigen Außenwänden ganz zartwandige auftreten, welche bald einsinken und zugrunde gehen. Dadurch wird die Oberfläche gefurcht und so den Insekten das Anfressen erleichtert. In den tieferen Schichten des Labellums finden sich zahlreiche große eiförmige Speichertracheiden mit feiner Spiralverdickung.

B. Experimenteller Teil.

1. Die Reizbarkeit.

a) *Catasetum.*

Nach den eingehenden Untersuchungen Darwins kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Abschleuderung des Stipes bei *Catasetum* durch einen Reizprozeß ausgelöst wird, der sich zunächst in der berührten Antenne abspielt und in dieser zum Rostellum geleitet wird. Darwin fand, „daß kein mäßiger Grad von Gewalt, auf irgend einen Teil der Blüte ausgenommen auf die Antennen ausgeübt, irgend eine Wirkung hervorbringt“ (a. a. O., S. 160). „Die äußerste Spitze und die ganze Länge der Antennen sind sensitiv. Bei einem Exemplar von *C. tridentatum* genügte eine Berührung mit einer Borste; bei fünf Exemplaren von *C. saccatum* war eine sanfte Berührung mit einer feinen Nadel notwendig; aber in den anderen Exemplaren war ein leichter Schlag erforderlich. Bei *C. tridentatum* war ein Luftzug und ein Strom kalten Wassers aus einer kleinen Röhre nicht hinreichend, ebensowenig in irgend einem Falle eine Berührung mit einem menschlichen Haar.“ Wichtig sind ferner Darwins Beobachtungen, daß bei *Catasetum callosum* zwei in heißes Wasser getauchte Blüten von selbst ihre Pollinien auswarfen, daß ferner ein dünner Strom fast kochenden Wassers ebensowenig wie auf die Antennenspitze geträufelte Schwefelsäure die Reizbewegung auslösen.

Gegen Darwins Angaben hat sich bisher wohl nur Hart[1])

---

1) Hart, J. H., Bull. Misc. Inform. Roy. Bot. Gard. of Trinidad 2, 1896, nach dem Referat in Bot. Gazette, Bd. 22, 1896, S. 505.

gewendet, welcher fand, daß bei *C. fimbriatum* die Ausschleuderung der Pollinarien nicht nur bei Berührung der Antennen, sondern auch bei Erschütterung der Blüte, Entfernung der Anthere, Druck auf die Säule und Reizung der Ränder der Narbenhöhle erfolgt, wenn sich die Blüte in einem vorgeschrittenen „Reifestadium" befindet. Dazu ist zu bemerken, daß auch Darwin nicht leugnet, daß stärkere Erschütterungen usw. den Schleudervorgang auslösen können; vor allem ändert dies aber nichts an der Tatsache, daß die Antennen zufolge ihrer besonderen Empfindlichkeit als spezielle Perzeptionsorgane aufzufassen sind und daß, im Falle die Ausschleuderung nach Berührung der Antennen erfolgt, tatsächlich ein Reizvorgang vorliegt. Dies bestätigt auch Jost[1]), der noch bemerkt, daß es ihm nicht gelang, durch Anprall eines Wasserstrahls eine Reizung der Antennen herbeizuführen.

Die Ausführungen Darwins und der späteren Autoren lassen die Frage offen, ob bei *Catasetum* eine Art der Reizbarkeit vorliegt, welche der von *Mimosa* an die Seite zu stellen ist, oder ob es sich um eine Empfindlichkeit ähnlich der der Ranken handelt, ob wir die Erscheinung also als eine seismonastische oder als eine thigmonastische aufzufassen haben. Meine eigenen Untersuchungen über die Reizbarkeit waren vor allem der Entscheidung dieser Frage gewidmet. Zunächst konnte ich sowohl bei *C. fimbriatum* als auch bei *C. Trulla*, *C. callosum* und *C. purum* bestätigen, daß ein durch ein menschliches Haar bewirkter „Kitzel", auch wenn er längere Zeit andauert, niemals die Ausschleuderung herbeiführt. Ebenso löst eine vorsichtige Berührung mit einer kräftigen Borste, einem Pinsel oder einer Nadel den Schleudervorgang nicht aus, solange man es vermeidet, einen Druck auf die Antennen auszuüben. Dagegen genügt bei *C. fimbriatum* der geringste Druck, der eine wenn auch noch so leichte Verbiegung der Antennen, vielleicht auch nur eine geringfügige Deformation der Epidermiszellen herbeiführt, zur Auslösung der Schleuderbewegung. Auch *C. Trulla*, *C. callosum* und ein Blütenstand von *C. purum* erwiesen sich als sehr empfindlich, viel weniger die Blüten des zweiten Exemplares von *C. purum* und die von *C. luridum*. Bei diesen bedurfte es einer kräftigen Verbiegung der Antennen, um die Abschleuderung des Pollinariums herbeizuführen.

Sprechen schon die angeführten Versuche wenig dafür, daß es

---

1) Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., 1913, S. 569/70.

sich bei *Catasetum* um Kontaktreizbarkeit handelt, so wird diese Möglichkeit durch folgendes an *C. fimbriatum* mehrfach angestellte Experiment meines Erachtens vollkommen ausgeschaltet. Wurde aus einer Pipette ein Wasserstrahl mit geringem Druck auf die Antennen geleitet, so trat keine Reizung ein, obwohl eine nachfolgende Berührung der Antennen deren Reizbarkeit bewies. Wurde der Wasserstrahl aber durch einen kräftigen Druck auf die Gummiblase der Pipette plötzlich mit größerer Gewalt aus einer Entfernung von ca. 3 cm auf die Antennen geleitet, so erfolgte sofort Ausschleuderung[1]). Es unterliegt keinem Zweifel, daß die frei vorragenden Spitzen der Antennen durch den kräftigen Wasserdruck etwas verbogen werden. Die Reizung durch den Wasserstrahl erfolgte ferner auch dann, wenn ich die Blüte am Stiele so festhielt, daß sie selbst sich nicht bewegen konnte. Das Experiment läßt daher den sicheren Schluß zu, daß keine Kontaktreizbarkeit im Sinne Pfeffers vorliegt, daß die Erscheinung vielmehr als eine seismonastische anzusprechen ist. Die höhere Reizbarkeit der Antennenspitze hat daher ihren Grund vielleicht nur darin, daß die zarte Spitze leichter deformiert wird als die unteren Teile; ferner können die hier bei einigen Arten auftretenden Papillen die Deformation des Plasmas begünstigen. Auch folgender Versuch zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Verhalten von *Mimosa*. Hält man ein brennendes Streichholz unter die Antennen, so daß diese angesengt werden, so erfolgt Ausschleuderung. Dieser Versuch scheint in einem gewissen Widerspruche mit den Angaben Darwins zu stehen, daß kochendes Wasser oder Schwefelsäure, auf die Antennen gebracht, keine Reizung herbeiführen. Leider konnte ich den Versuch an dem empfindlichen *C. fimbriatum* infolge Materialmangels nicht wiederholen. Bei *C. purum* ließen sich leicht Versuche vornehmen, da man nur das schuhförmige Labellum mit den Flüssigkeiten zu füllen braucht. Übereinstimmend mit Darwin fand ich, daß dabei keine Reizung erfolgt, doch möchte ich, da die Versuche an den Blüten des wenig empfindlichen Exemplars von *C. purum* vorgenommen wurden, keine weiteren Schlüsse daraus ziehen. Sollte sich aber das Resultat auch bei den empfindlichen Formen bestätigen, so ist daran zu denken, daß der Zellentod durch Verbrennung jedenfalls ganz anders verläuft als der durch Ein-

---

1) Nach Abschluß des Manuskripts untersuchte Blüten von *Catasetum tridentatum* Hook. verhielten sich — entgegen der Angabe Darwins — ebenso.

wirkung von Säure oder heißem Wasser herbeigeführte. In ersterem Falle dürfte es zu einer Explosion des Zellinhaltes kommen, die in den letzteren Fällen wohl fehlt.

Sehr auffällig ist schließlich die Tatsache, daß eine lange dauernde Einwirkung von Chloroform oder Ätherdämpfen die Reizbarkeit nicht aufhebt. Ich brachte abgeschnittene Blüten von *C. fimbriatum* mit dem Stiel in Wassergläschen tauchend unter Glasglocken, nachdem ein größerer mit Äther oder Chloroform getränkter Wattebausch daneben ausgelegt worden war. In beiden Fällen erwiesen sich die Blüten nach einstündiger Einwirkung der Narkotika als unvermindert reizbar. Dieses Resultat ist so auffällig, daß man, wenn nicht alle übrigen Versuche mit Bestimmtheit für eine Reizerscheinung sprechen würden, dazu neigen könnte, eine solche zu leugnen.

b) *Cycnoches.*

Ich komme nunmehr zur Beschreibung der Reizbarkeit von *Cycnoches maculatum* und *C. stelliferum* und will zunächst wieder Darwins Beobachtungen an der Gattung *Cycnoches* vorausschicken, bemerke aber noch, daß das von Darwin allein studierte *C. ventricosum* mit *C. maculatum* relativ weit verwandt ist, da es zu der sich durch ähnliche männliche und weibliche Blüten auszeichnenden Sektion *Eucycnoches* gehört. „Weder das Labellum, noch die Vorragungen an den Seiten der Narbe“, schreibt Darwin (a. a. O. S. 190), „sind irgendwie sensitiv. Als ich aber bei drei Gelegenheiten für einen Augenblick das Filament zwischen den beiden blattartigen Anhängen berührte, wurde das Pollinarium in derselben Art und Weise und durch denselben Mechanismus wie bei *Mormodes* ausgestoßen.“ Diese Beobachtung Darwins konnte ich an *C. maculatum* und *C. stelliferum* nur teilweise bestätigen. Eine schwache Berührung des Filamentes an der angegebenen Stelle führte bei zahlreichen Blüten zu keinem Erfolg. Ein leichter Druck auf dasselbe führte allerdings meist zur Abschleuderung. In diesen Fällen konnte ich aber mehrfach mit Sicherheit feststellen, daß zuerst die Anthere abspringt, das Filament also beim Aufdrücken reißt und der Stipes samt Klebscheibe auf diese Weise frei wird. Dann fliegt aber in einer für das Funktionieren des Apparates völlig ungeeigneten Weise die Anthere voran und die Klebscheibe hinten nach. In zwei Fällen wurde diese überhaupt nicht mitgerissen, sondern blieb am Rostellum haften. Manchmal trat allerdings auch der von Darwin beschriebene

Vorgang ein, d. h. es löste sich nach einem leichten Druck auf das Filament die Klebscheibe los. In einigen Fällen kam es dabei zur Abschleuderung des Pollinariums, in anderen löste sich der Stipes unter Zurückrollen ab, ohne daß die Anthere mitgerissen wurde.

Nach diesen Versuchen glaubte ich die für die Reizung durch die Insekten bestimmte Stelle an anderen Teilen der Blüte suchen zu müssen und trachtete durch Druck, Stoß und Reibung der verschiedensten Partien, zunächst ohne jeden Erfolg, die Ausschleuderung herbeizuführen. Nur wenn durch einen mäßigen Druck des Fingers auf das Säulenende, die Anthere oder den Stipes die ganze Säule herabgebogen wurde, kam es zur Explosion. Als ich aber einmal die Säule an der Stelle, wo sich die Narbenhöhle befindet, so zwischen Daumen und Zeigefinger nahm, daß ich auf die etwas vorgewölbten Seitenwände der Narbenhöhle einen leichten Druck ausübte, erfolgte momentan die Ausschleuderung und zwar viel rascher als bei Berührung des Filamentes. Weitere Beobachtungen zeigten dann einwandfrei, daß der leiseste Druck auf die Wände der Narbenhöhle zur Abschleuderung führt, jedoch nur dann, wenn der Druck gleichzeitig von beiden Seiten erfolgt. Ein Druck auf eine Seitenwand allein führte den Schleudervorgang nur in seltenen Fällen und nur dann, wenn er ziemlich kräftig war, herbei.

Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob wir überhaupt berechtigt sind, bei *Cycnoches* von einer Reizerscheinung zu sprechen. Ich glaube die Frage bejahen zu dürfen, wenn auch strenge Beweise, wie sie für *Catasetum* möglich sind, nicht so leicht erbracht werden können. Die Ausschleuderung auf Grund eines auf das Filament ausgeübten Druckes kann nur dann als Erfolg einer Reizung gedeutet werden, wenn sich zuerst die Klebscheibe löst. Andernfalls genügt wahrscheinlich der Druck, um die nicht allzu feste Verbindung der Elemente im Filament, welche wir überhaupt annehmen müssen, zu lösen. Auch die Ausschleuderung durch einen Druck auf das Ende der Säule, welcher diese herabbiegt, ist nicht als Reizvorgang anzusehen. Vielmehr wird dabei offensichtlich die zwischen Stipes und Rostellum bestehende Spannung durch die Verbiegung vergrößert und führt so zum Zerreißen der Verbindungen und zur Abschleuderung. Wie steht es nun aber bei der Auslösung durch beiderseitige Berührung der Seitenwände der Narbenhöhle? Hier genügt schon ein so schwacher Druck, daß von einer Deformation der Klebscheibe kaum, von einer solchen des Rostellums sicher nicht gesprochen werden kann.

Denn die „empfindliche“ Stelle liegt nicht zu beiden Seiten der Anheftungsstelle der Klebscheibe, sondern wesentlich tiefer in der unteren Hälfte der Narbenhöhle, ungefähr an der Stelle, wo bei *Catasetum* die Antennen entspringen. Hier scheint also tatsächlich Reizbarkeit vorzuliegen. Auch die Analogie des ganzen Vorgangs mit dem Verhalten von *Catasetum* deutet auf einen Reizvorgang. Besonders auffällig ist, daß die reizbaren Stellen von *Cycnoches* den Ansatzstellen der Antennen von *Catasetum* entsprechen. Ich habe mich ferner davon überzeugt, daß auch bei letzterem ein beiderseitiger schwacher Druck auf die Seitenwände der Narbenhöhle an der angegebenen Stelle sofort zur Ausschleuderung führt. Wie bei *Catasetum* wurden Blüten 1 Stunde lang Äther- oder Chloroformdämpfen ausgesetzt und erwiesen sich nachher als reizbar. Wollte man dies aber als Beweis gegen das Vorhandensein echter Reizbarkeit anführen, so müßte man letztere auch für *Catasetum* leugnen. Schließlich sprechen noch die im letzten Abschnitte zu schildernden Versuche dafür, daß auch bei *Cycnoches* eine echte Reizerscheinung vorliegt.

Es fragt sich nunmehr, wie man sich das Verhalten der Insekten beim Besuche der Blüte von *Cycnoches maculatum* und ähnlichen Formen vorzustellen hat, und bei welcher Gelegenheit es dabei zur Abschleuderung des Polllinariums kommt. Da Beobachtungen in der Natur noch nicht vorliegen, ist man auf Vermutungen angewiesen, und ich glaube, daß folgende Deutung die Wahrheit trifft oder ihr wenigstens zunächst kommt. Das Insekt trachtet die Futterstoffe der Lippe zu gewinnen. Zu diesem Zwecke könnte es sich auf die Säule setzen, die dabei herabgebogen würde. Das kann die Abschleuderung des Pollinariums zur Folge haben, welches dann der Ventralseite des Insektes anhaften würde. Dieses hätte aber seinen Zweck nicht erreicht, denn es hinge an der Säule, ohne zum Labellum zu gelangen. Es ist daher viel wahrscheinlicher, daß sich das Insekt am Labellum selbst anklammert, welches ihm dazu durch die vorragenden Zipfel ausgezeichnete Gelegenheit bietet. In demselben Momente tritt aber das früher beschriebene Gelenk der Lippe in Funktion, und das Epichil sinkt soweit herab, daß die beiden kräftigen zangenartigen mittleren Zapfen das Fußstück (Hypochil) des Labellums zwischen sich einklemmen und ein weiteres Herabsinken verhindern. Von dem guten Funktionieren dieser Sperrvorrichtung kann man sich durch Herabbiegen des Epichils leicht überzeugen. Da es sich

jedenfalls wie bei *Catasetum* um große Insekten (vielleicht auch um *Euglossa*-Arten) handelt, stößt das Tier mit dem rückwärtigen Ende an das dem Labellum zugekehrte Säulenende, und es ist anzunehmen, daß das Insekt dieses mit den rückwärtigen Beinpaaren umklammert. Dabei muß die Ausschleuderung erfolgen und die Klebscheibe der Unterseite des Insektes angeheftet werden. Das auffällige Gelenk im Labellum und die beiden deutlich als Sperrvorrichtung dienenden mittleren Zipfel lassen mir diese Deutung sehr wahrscheinlich erscheinen. Daß diese beiden Zapfen eine andere Funktion wie die übrigen besitzen, wird besonders bei *C. stelliferum* deutlich, da sie hier ganz grün gefärbt sind, sich also von den weißen restlichen Zipfeln sofort unterscheiden: auch bei *C. maculatum* weichen sie durch rote Punktierung meist von den übrigen etwas ab.

Alle im vorstehenden gemachten Angaben beziehen sich auf männliche Blüten der Sektion *Heteranthae*. Über die Reizbarkeit der männlichen Blüte von *C. chlorochilon* kann ich vorläufig nichts Näheres mitteilen, da mir nur eine lebende Blüte dieses Vertreters der Sektion *Eucycnoches* zur Verfügung stand. Die Ausschleuderung des Pollinariums erfolgte bei diesem Exemplar infolge eines Druckes auf das Säulenende, nachdem eine vorhergehende Berührung des Filamentes erfolglos gewesen war. Eine beiderseitige Berührung der Narbenkammer war nicht vorgenommen worden, da ich zu diesem Zeitpunkte meine darauf bezüglichen Beobachtungen an *C. maculatum* noch nicht gemacht hatte. Bei der weitgehenden Übereinstimmung der Bauverhältnisse halte ich es indes für sehr wahrscheinlich, daß die Reizungsstellen dieselben sind wie bei der oben genannten Spezies. Dagegen müssen wir uns den Insektenbesuch wesentlich anders vorstellen. Die mit dem Futtergewebe ausgestattete Innenseite des Labellums ist im oberen, schüsselförmigen Teil spiegelglatt, bietet den Insekten also keine Möglichkeit der Anklammerung. Sie könnten das Labellum höchstens vom Rande her benagen, wenn sie sich an diesem oder an der Rückseite festhalten. Wohl aber können sie den futterreichsten Teil, nämlich den dunkelgrünen Höcker leicht anfressen, wenn sie sich vorne an diesem anklammern und rückwärts das gegenüberliegende Säulenende umfassen. Beides ist leicht möglich, da der Höcker, wie erwähnt, durch Furchen rauh und die Säule wesentlich kürzer und fester wie bei *C. maculatum* ist, so daß sie durch das Gewicht auch größerer Insekten nur wenig herabgebogen werden dürfte.

Auch in diesem Falle würde der Stipes der Unterseite des Insektes angeheftet. Es ergibt sich nun die Frage, ob die Pollinien auf der Bauchseite ihres Trägers sich in einer für die Befruchtung der weiblichen Blüten vorteilhaften Lage befinden. Nach den Abbildungen weiblicher Blüten, die mir zur Verfügung standen (besonders zahlreiche Abbildungen Rolfes in der Zeitschrift "The Orchid Review") glaube ich diese Frage bejahen zu können. Das Labellum dieser Blüten hat die Form eines derben fast senkrecht aufgerichteten Blattes, das keinerlei Anklammerungspunkte für die Insekten erkennen läßt. Im unteren Teile ist meist ein ähnlicher, wenn auch schwächer entwickelter Höcker, wie in der männlichen Blüte von *C. chlorochilon*, zu bemerken. Die gegenüberliegende, fast horizontale, kurze, kräftige Säule dagegen kann dem Insekte sehr gut als Stützpunkt dienen. Drei am Ende der Säule befindliche, hakenförmig zurückgekrümmte Vorsprünge dürften beim Rückzuge des Insektes die an dessen Unterseite befindlichen Pollinien erfassen, von den Stielchen abreißen und so die Befruchtung sichern.

2. Der Schleudermechanismus.

Wir haben bisher einen Punkt noch gänzlich außer acht gelassen, nämlich die Frage, wie die im Stipes vorhandene Spannung zustande kommt. Daß diese von der Reizerscheinung unabhängig ist, hat schon Darwin angenommen und später besonders Haberlandt[1]) nachdrücklichst hervorgehoben.

Die nächstliegende Annahme ist wohl die, daß im Stipes eine Gewebespannung vorliegt, die darauf beruht, daß die inneren Schichten zufolge eines höheren Turgors ein starkes Ausdehnungsbestreben besitzen, das beim Freiwerden des Stipes dessen Geradestreckung (bei *Catasetum*) oder Überkrümmung (bei *Cycnoches*) bewirkt. Ähnliche Mechanismen sind ja bei Schleuderbewegungen anderer lebender Pflanzenteile mehrfach bekannt geworden. Ich erinnere nur an die Früchte von *Impatiens* und *Cyclanthera*, bei welchen Schwellgewebe mit hoher Turgorspannung und sehr elastischen Wänden auftreten. Diese Gewebe dehnen sich nach Auflösung der Trennungsschichten der Frucht plötzlich sehr stark aus und veranlassen so das explosive Aufspringen derselben. Für derartige, durch Turgorspannung bewirkte Bewegungen haben wir in

1) Haberlandt, G., a. a. O., S. 65.

der Plasmolyse ein bequemes Prüfungsmittel. Sowohl die Fruchtklappen von *Impatiens* als auch die Fruchtwände von *Cyclanthera* werden nach starker Plasmolyse ganz weich und kehren entweder selbst in die ursprüngliche Lage zurück oder setzen wenigstens einer Rückkrümmung keinerlei Widerstand entgegen. Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Stipes der Catasetiden. Da das Verhalten von *Catasetum* und *Cycnoches* nicht ganz gleichartig ist, so sollen sie im folgenden zunächst getrennt besprochen werden. Auch stärkste Plasmolyse, herbeigeführt durch konzentriertes Glyzerin oder konzentrierte Kalisalpeterlösung, übt auf den Stipes von *Catasetum* keinerlei Wirkung aus. Er behält seine gestreckte Form bei, die Ränder bleiben umgeschlagen und die Festigkeit der Gewebe bleibt unverändert. Eine gewaltsame Krümmung, sei es in die ursprüngliche Lage oder in entgegengesetzter Richtung, wird beim Freiwerden des Stipes sofort wieder elastisch ausgeglichen. Ebenso verhalten sich Stipes, welche in kochendes Wasser getaucht oder mit Fixierungsmitteln behandelt werden. Die anatomische Untersuchung eines frisch abgeworfenen Stipes bringt dafür eine einfache Erklärung: die Zellen der Epidermis besitzen nach dem Abschleudern und zwar auch dann, wenn sie sicher durch den Schnitt nicht verletzt sind, abgestorbene Protoplasten. Diese sind überall stark von der Wand abgehoben, so daß man zunächst an Plasmolyse denken möchte. Doch läßt sich weder durch Plasmolytika eine weitere Kontraktion bewirken, noch ist es möglich, durch Einlegen in Wasser die Schrumpfung rückgängig zu machen. Über die vermutliche Ursache dieser Erscheinung wird noch zu sprechen sein, hier sei nur noch bemerkt, daß die Zellen zweifellos eben erst — wahrscheinlich im Momente der Abschleuderung — abgestoßen sind, denn die Protoplasten zeigen keine Spur von Vertrocknung und der Zellkern hat normales Aussehen. Auch ließen Schnitte durch blühreife Knospen erkennen, daß sich die Epidermiszellen des Stipes vorher in kräftiger Turgeszenz befinden; 5proz. Kalisalpeterlösung bewirkte deutliche, aber nicht sehr weitgehende Plasmolyse. Die inneren Zellagen des abgeschleuderten Stipes verhalten sich etwas anders. Auch hier sind manchmal die Protoplasten etwas von der Membran abgehoben, doch konnte ich mehrfach einwandfreie Plasmolyse erzielen.

Daß im Stipes auch ohne Turgor eine starke Spannung besteht, geht ferner aus folgendem Versuche hervor. Werden abgeschnittene offene Blüten in 96proz. Alkohol gebracht, so streckt sich nach

geraumer Zeit (1/4—1 Stunde) der Stipes gerade, wobei sich die Klebscheibe vom Rostellum löst. Die Anthere wird aber nicht abgerissen und das Pollinarium nicht ausgeschleudert. Daß im plasmolysierten Stipes noch eine starke Spannung besteht, wurde auch bei *C. Trulla*, *C. luridum* und *C. purum* beobachtet.

Bei *Cycnoches maculatum* findet, wie erwähnt, nach der Abschleuderung zunächst eine starke Überkrümmung des Stipes statt, welche an der Luft nach einiger Zeit wieder zurückgeht. Die Geradestreckung erfolgt auch in plasmolysierenden Lösungen. Danach möchte man annehmen, daß die Überkrümmung durch höheren Turgor der Innenschichten herbeigeführt und dann durch Austrocknung oder Plasmolyse dieser Zellen wieder aufgehoben wird. Dem kann aber nicht so sein, denn auch in Leitungswasser gebrachte Stipes strecken sich gerade. Nur bei Übertragung in absoluten Alkohol bleibt die schlingenförmige Krümmung erhalten. Dies kann nicht verwundern, da die Wände hier sofort erhärten und nun zur Rückbewegung ebenso unfähig sind wie die Wände von Schließzellen, die in absolutem Alkohol fixiert wurden. Die Rückbewegung des Stipes könnte ebenso durch ein allmähliches Kontraktionsbestreben der Membranen der tieferen Schichten wie durch ein Nachlassen im Kontraktionsbestreben der Epidermis herbeigeführt werden.

Auch bei *Cycnoches* konnte es durch Eintauchen in plasmolysierende Lösungen oder siedendes Wasser nicht erreicht werden, die Steifheit oder die geradegestreckte Form des Stipes zu beeinflussen. Der anatomische Befund im abgeschleuderten Stipes war derselbe wie bei *Catasetum.* Eine in kochendes Wasser geworfene Blüte warf ihr Pollinarium momentan aus, wobei zunächst unentschieden bleiben muß, ob es sich um eine Wirkung auf den Stipes, die Klebscheibe oder auf die reizbaren Stellen handelte. Bei Fixierung in 50—96 proz. Alkohol erfolgt wie bei *Catasetum* nach sehr langer Zeit, oft erst nach 1—2 Stunden eine Lösung der Klebscheibe und Geradestreckung des Stipes, ohne daß das Filament reißt. Auch bei Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure trat der selbe Erfolg jedoch noch später (nach 3—4 Stunden) ein. Eine in konzentriertem Glyzerin untergetaucht gehaltene frische Säule streckte gleichfalls nach 1 1/2 Stunden den Stipes aus der Narbenhöhle vor.

Betrachten wir nunmehr *Catasetum* und *Cycnoches* gemeinsam, so läßt sich sagen, daß im gebogenen Stipes auch ohne Turgor

eine starke elastische Spannung besteht. Doch ist diese nicht so stark wie die Spannung des lebenden Stipes bei der Abschleuderung: plasmolysierte und tote Stipes haben wohl noch das Vermögen sich gerade zu strecken, nicht aber die Kraft, das Pollinarium auszuschleudern. Die Lösung der Klebscheibe vom Rostellum kann in diesen Fällen nur dadurch zustande kommen, daß durch die Einwirkung der genannten Reagentien eine allmähliche Lösung der letzten Verbindungen zwischen Klebscheibe und Rostellum eintritt. Eine anatomische Untersuchung dieser Stellen läßt erkennen, daß in der offenen Blüte sich auch jene Zellen zwischen Klebscheibe und Rostellum, welche in der blühreifen Knospe noch ungeteilt waren, geteilt haben. Die neu gebildeten Zellen haben dasselbe Aussehen wie die früher beschriebenen Elemente des Trennungsgewebes. Die außerordentlich dünnen Wände, die in Lösung begriffen erscheinen, sind zerrissen. Wir müssen also annehmen, daß die Reagentien eine Lockerung des Zellverbandes herbeiführen, ohne indes eine völlige Trennung der Elemente zu bewirken. Diese Lockerung kann sowohl in einer chemischen Lösung der Mittellamellen als auch darin bestehen, daß durch die Plasmolyse ein Schrumpfen der früher gespannten Zellen eintritt, was gleichfalls eine teilweise Trennung der Mittellamellen, besonders in den Zellecken zur Folge haben muß. Schließlich ist der Zellverband nicht mehr stark genug, um dem Zuge des Stipes zu widerstehen, das Gewebe reißt und zwar nicht bloß in den Mittellamellen, sondern auch mitten durch die Zellwände, was bei deren außerordentlicher Zartheit ganz verständlich ist.

Wir wollen nunmehr den Ursachen der Spannung, welche im Stipes auch ohne Turgor besteht, näher nachgehen. Da an eine Quellungserscheinung nach dem anatomischen Befund nicht zu denken ist, muß ungleichmäßiges Wachstum zur Erklärung des Spannungszustandes herangezogen werden. Die entspannte Lage ist sowohl für den Stipes von *Catasetum* als auch für den von *Cycnoches* schließlich die geradegestreckte. Da bei *Cycnoches* mangels der seitlichen Einrollung die Verhältnisse einfacher liegen, sei zunächst diese Gattung besprochen. Von vornherein kommen folgende beiden Erklärungsmöglichkeiten in Betracht: es kann in der Epidermis, besonders in der dicken Außenwand ein Kontraktionsbestreben vorliegen, oder es können die tieferen Schichten ein Ausdehnungsbestreben besitzen. Im ersten Falle wäre die Epidermis in ihrem Wachstum gegenüber den tieferen Schichten des Rostellums zurückgeblieben,

befände sich also in einem Zustande der Zugspannung, im zweiten Falle wären die unteren Zellagen in ihrem Wachstumsbestreben durch den Verband mit den übrigen Teilen behindert worden, so daß sie sich in Druckspannung befänden. Der anatomische Befund spricht dafür, daß beides zutrifft. Wie schon früher erwähnt wurde, zeigt die Epidermisaußenwand und besonders auch die Kutikula an eingerissenen Epidermiszellen ein auffälliges Bestreben, sich nach außen einzurollen. Es herrscht also in der Außenwand selbst schon eine Spannung. Ebenso krümmen sich Oberflächenschnitte des Stipes, die nur oder vorwiegend aus Epidermiszellen bestehen, unter Verkürzung zurück. Andererseits behalten die tieferen Zelllagen im abgeschleuderten Stipes ihre geradegestreckte Gestalt auch dann, wenn man die Epidermiszellen durch Schnitte entfernt. Sie werden also nicht etwa von der Epidermis gespannt, sondern besitzen selbst ein Ausdehnungsbestreben; ihre Verlängerung drückt sich auch darin anatomisch aus, daß die ursprünglich wellenförmig gekrümmte Form nach der Abschleuderung mehr oder weniger ausgeglichen ist. Solange der Stipes an beiden Enden mit dem Rostellum zusammenhängt, kann dieses Ausdehnungsbestreben nur bewirken, daß die Epidermis noch weiter gedehnt wird und der Stipes sich im Trennungsgewebe vom Rostellum löst und so vorwölbt, daß die Innenseite konkav wird, eine Erscheinung, die, wie erwähnt, an Quer- und Längsschnitten durch blühreife Knospen stets beobachtet werden kann.

Bei *Catasetum* liegen die Verhältnisse im Prinzipe ebenso wie bei *Cycnoches*, nur kommt noch das Umschlagen der Ränder als weitere Erscheinung hinzu. Dieses Zurückschlagen ist eine notwendige Folge der Geradestreckung des früher eingekrümmten Stipes. Solange der Stipes sich am Rostellum befindet, liegen seine umgeschlagenen Ränder den Seiten des Rostellums an und schließen mit der Vorderfläche des Stipes einen Winkel von etwa 75° ein. Bei der Geradestreckung wird auf die Ränder eine Zugspannung ausgeübt, die um so geringer ist, je mehr sich die Ränder der Vorderfläche nähern, je stärker sie also zurückschlagen. Dieser Vorgang läßt sich mit einem nach Art eines Stipes zurechtgebogenen Papierstreifen leicht nachahmen.

Wir haben bisher nur über die im Stipes ohne Turgor bestehende Spannung gesprochen, haben aber andererseits erfahren, daß diese lange nicht so stark ist wie die Spannung im lebenden Stipes: nur die letztere führt zur Ausschleuderung des Pollinariums,

während erstere nichts anderes als eine Geradestreckung des Stipes unter Ablösung der Klebscheibe zur Folge hat. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß der Turgor die im Stipes vorhandene Spannung wesentlich erhöht. Es ist ohne weiteres verständlich, daß ein kräftiger osmotischer Druck in den inneren Zellagen deren Ausdehnungsbestreben erhöhen muß. Andererseits hat es zunächst den Anschein, als ob ein starker Turgor der Epidermiszellen der Zugspannung der Epidermis entgegenwirken und sie eventuell aufheben würde. Dies ist aber deshalb nicht richtig, weil die Epidermisaußenwände (besonders bei *Catasetum*) wesentlich dicker als die Innenwände sind und die Zellen daher ebenso wie eine Schließzelle bei steigendem Turgor das Bestreben haben müssen, sich so zu krümmen, daß die dickere, weniger dehnsame Seite zur Konkavseite wird. Infolgedessen erzeugt der Turgor ein Krümmungsbestreben, das der tatsächlich vorhandenen Krümmung entgegengesetzt ist und so gleichfalls die Spannung erhöhen muß. Voraussetzung ist natürlich, daß sich die Gewebe des Stipes überhaupt im lebenden Turgeszenzzustande befinden. Wie schon früher erwähnt wurde, konnte ich am noch nicht abgeschleuderten Stipes das Vorhandensein einer starken Turgorspannung durch Plasmolyse feststellen. Die Gründe, die dafür sprechen, daß die im abgeworfenen Stipes teilweise zu beobachtende Plasmolyse erst nach dem Abspringen desselben eintritt, möchte ich erst im letzten Abschnitt erörtern.

Die anatomische Untersuchung des Stipes von *Catasetum* und *Cycnoches* ergab als wichtiges Unterscheidungsmerkmal das Vorhandensein schlauchförmiger Fortsätze an den Epidermiszellen bei der erstgenannten Gattung. Daß diese Verlängerungen für den Schleudervorgang nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein können, geht ohne weiteres daraus hervor, daß sie bei *Cycnoches* fehlen; doch ist kaum anzunehmen, daß diese bisher bei keiner andern Epidermis beobachtete Erscheinung bedeutungslos sein sollte. Vermutlich haben die Fortsätze folgende Aufgaben zu erfüllen. Im spannungslosen Zustand des Stipes stehen sie von den Epidermiszellen, denen sie angehören, in fast rechtem Winkel ab. Dieser Winkel muß sich bei einer Verbiegung des Stipes ändern, und zwar wird er bei der Rückkrümmung in die ursprüngliche Lage gewaltsam vergrößert, bei entgegengesetzter Krümmung verkleinert. Im ersten Falle drücken die Fortsätze aufeinander, im letzteren auf die unter ihnen liegenden Zellen. Dadurch wird die

Spannung im gebogenen Stipes noch erhöht und so können die Fortsätze sowohl den Schleudervorgang fördern, als auch eine Überkrümmung des Stipes nach der entgegengesetzten Seite verhindern. Eine solche tritt ja tatsächlich bei *Catasetum* im Gegensatze zu *Cycnoches* nicht ein. Freilich dürften dafür noch andere Gründe, so z. B. das Auftreten des umgeschlagenen Randes von Bedeutung sein.

3. Der Trennungsvorgang.

Wir kommen schließlich noch zu der bisher ungelösten Frage, welcher Art die Veränderungen sind, welche der Reiz im Rostellum (einschließlich Klebscheibe und Stipes) herbeiführt, und die zur Trennung der Klebscheibe beziehungsweise des Stipes Veranlassung geben. Darwin war der Ansicht, daß bei der Berührung der Antennen „die Ränder der oberen Membran der Scheibe[1]), welche kontinuierlich mit der umgebenden Fläche im Zusammenhang stehen" (a. a. O. S. 159), reißen. Wie das „Bersten" (a. a. O. S. 162) dieser Zellen zustande kommt, darüber gibt Darwin keinen Aufschluß. Auch die späteren Autoren, die sich mit dem Objekte beschäftigt haben, lassen die Frage offen.

Zunächst seien ganz allgemein die überhaupt in Betracht kommenden Erklärungsmöglichkeiten besprochen. Man muß dabei vor allem an der Tatsache festhalten, daß bei normaler Reizung zuerst eine Lösung der Klebscheibe vom Rostellum erfolgt. Dies kann seine Ursache darin haben, daß sich tatsächlich hier auf Grund der Reizung die letzten Verbindungen lösen; es könnte aber das Einreißen auch deshalb zuerst an dieser Stelle erfolgen, da die Zusammenhänge hier am schwächsten sind. Es ist nämlich von vornherein nicht ausgemacht, daß der Reiz eine Lösung der Verbindungen — sei es der Klebscheibe oder des Stipes selbst — bewirkt, sondern es besteht auch die Möglichkeit, daß auf Grund des Reizes die Spannung im Stipes erhöht wird und dies den Anstoß zur Abschleuderung gibt. Wir wollen auf diese Möglichkeit gleich näher eingehen. Eine direkte Erhöhung der Spannung im Stipes könnte wohl nur durch eine Turgorsteigerung in seinen Zellen erzielt werden. Eine solche ist aber schon deshalb unwahrscheinlich, da der Stipes nur mehr an seinen Rändern mit dem

---

1) D. i. des von mir als Sockel bezeichneten Teiles.

Rostellum in Verbindung steht, also schwerlich das zu einer Volumzunahme nötige Wasser erhalten kann. Keinesfalls ist es vor allem möglich, daß diese Wasserzufuhr momentan erfolgt, und doch müßte man das annehmen, da die Abschleuderung im Momente der Berührung der Antenne eintritt. Nur an eine andere Eventualität wäre zu denken, für welche die anatomische Untersuchung scheinbar Stützpunkte bietet. Wir haben früher gehört, daß im abgeworfenen Stipes sämtliche Epidermiszellen unter starker Schrumpfung der Protoplasten abgestorben sind. Des dabei austretenden Wassers könnten sich die darunter liegenden langgestreckten Zellen bemächtigen und damit eine Volumvergrößerung erreichen, da jetzt der Gegendruck und die osmotische Saugung der Nachbarzellen fehlen. Ausgeschlossen ist dies nicht, denn die tieferen Zellagen des Stipes sind nach der Abschleuderung z. T. sicher noch am Leben. Es fragt sich nur, ob wirklich durch ein gleichzeitiges Absterben der Epidermiszellen und eine angestrebte Volumzunahme der langgestreckten Zellen eine Erhöhung der Gesamtspannung bewirkt wird. Eine sichere Entscheidung darüber läßt sich meines Erachtens nicht gewinnen. Denn eine Volumzunahme der tieferen Zellagen muß wohl die Spannung erhöhen, andererseits glaube ich, daß das Rückkrümmungsvermögen der Epidermis durch Turgorverlust vermindert wird. Denn wie schon früher erwähnt wurde, muß — vor allem bei *Catasetum* — infolge der dickeren Epidermisaußenwand der Turgor die Zellen besonders an ihren Innenwänden dehnen, wogegen die Außenwände konkav zu werden trachten. Erlischt der Turgor in der Epidermis, so hört diese Spannung auf, und es ist zweifelhaft, ob das erhöhte Ausdehnungsbestreben der inneren Zellagen ausreicht, um trotzdem die Gesamtspannung zu erhöhen. Ich halte dies nicht für wahrscheinlich und glaube, daß der Tod der Epidermiszellen nicht durch die Reizung, sondern erst nach dieser als Folge der bei der Abschleuderung eintretenden Formveränderungen im Stipes eintritt. Bei der Abschleuderung, die zur Geradestreckung oder Überkrümmung des Stipes führt, werden die früher in Zugspannung befindlichen Epidermiszellen plötzlich stark komprimiert, ihr Volumen wird bedeutend verkleinert, und ich vermute, daß der starke Druck der Zellwände auf die Protoplasten diese zerstört. Dies wird durch folgende Beobachtung besonders wahrscheinlich gemacht. Drückt man den Stipes bei der Reizung mit dem Finger gegen das Rostellum, so daß er sich nur allmählich loslösen kann, so zeigt eine nachfolgende anatomische

Untersuchung, daß zahlreiche Epidermiszellen noch am Leben sind und sich plasmolysieren lassen.

Nehmen wir mithin an, daß der Reiz nicht direkt auf den Stipes einwirkt, so könnte dessen Spannung doch dadurch erhöht werden, daß als Erfolg der Reizung eine Turgorsenkung im Rostellum eintritt. Wenn sich dieses durch plötzliche Turgorabnahme verkürzt, so rücken die Endpunkte der Befestigung des Stipes und der Klebscheibe einander näher, wobei die Krümmung des Stipes verstärkt und damit seine Spannung erhöht wird. Andererseits kann auch eine Turgorsenkung, die ausschließlich im Verbindungsgewebe zwischen Klebscheibe und Rostellum vor sich geht, zur Abschleuderung führen. Denn wenn in diesen Zellen eine Turgorabnahme eintritt, so werden sie sich infolge ihrer Kontraktion teilweise in den Mittellamellen voneinander lösen und besonders an den Zellecken trennen. Damit kann die Festigkeit des Zusammenhanges soweit herabgesetzt werden, daß sie dem Zuge des Stipes nicht mehr widerstehen kann und die Verbindung reißt. Tatsächlich zeigt das anatomische Bild nach der Abschleuderung an den Trennungsstellen teils in den Mittellamellen voneinander gelöste, teils mitten durchgerissene Zellen.

Die beiden Annahmen, daß der Schleudervorgang durch Turgorsenkung im Rostellum oder in den Rändern der Klebscheibe eingeleitet wird, lassen sich bis zu einem gewissen Grade einer experimentellen Prüfung unterziehen, da es möglich ist, solche Turgorsenkungen künstlich herbeizuführen. Für meine Versuche verwendete ich mehrere Blüten von *Catasetum purum* und *Cycnoches maculatum*. Bei *Catasetum* gelingt es leicht, mit Hilfe einer zugespitzten Pipette etwas 10proz. Kalisalpeterlösung in die Narbenhöhle zu tropfen. Da die Säule bei dieser Art horizontal liegt oder etwas nach abwärts geneigt ist, bleibt der Tropfen in der Narbenhöhle haften und fließt zur Klebscheibe. Nach 10—20 Sekunden erfolgte in allen Fällen spontan und mit voller Kraft die Ausschleuderung des Polllinariums[1]. Denselben Erfolg erzielte ich mit 90proz. Alkohol, wogegen ein Tropfen fast siedenden Wassers die Explosion momentan herbeiführte. Es gelingt also sowohl durch Plasmolyse als auch durch Abtötung der Zellen des Verbindungsgewebes zwischen Klebscheibe und Rostellum den

---

1) Das gleiche Resultat erhielt ich nach Abschluß des Manuskripts an Blüten von *Catasetum tridentatum* Hook.

Schleudervorgang herbeizuführen, und es ist demnach kaum mehr daran zu zweifeln, daß auch bei der Berührung der Antennen der Reizerfolg in einer Turgorsenkung in diesen Zellen besteht. In welcher Weise dadurch eine Lockerung des Verbandes bewirkt wird, wurde bereits oben ausgeführt. Daß eine Turgorsenkung im Rostellum selbst eintritt, ist nicht anzunehmen, da sonst der Schleudervorgang nicht so rasch nach dem Eintropfen der Flüssigkeiten erfolgen könnte. Aus demselben Grunde ist es unwahrscheinlich, daß der Reiz in den letzten Verbindungen des Stipes mit dem Rostellum Veränderungen hervorruft. An diesen Stellen ist das Zerreißen wohl nur eine Folge des Rückkrümmungsbestrebens des Stipes nach Freiwerden der Klebscheibe.

Weniger leicht gelingt die Beweisführung bei *Cycnoches*, da hier der vorhangartige Fortsatz der Klebscheibe die Narbenhöhle fast völlig verschließt. Ich trachtete mit Hilfe einer kapillar zugespitzten Pipette durch die kleine Öffnung Kalisalpeterlösung einzuspritzen. Die im Innern der Narbenhöhle vorhandene Luft verhindert aber das Ausbreiten des Tropfens. Nur in einem Falle hatte ich positiven Erfolg: einige Minuten nach der Einspritzung wurde das Pollinarium ausgeworfen. Wurde der rückwärtige Teil des Säulenendes in siedendes Wasser getaucht, ohne daß der Stipes mit dem Wasser in Berührung kam, so erfolgte nach sehr kurzer Zeit Abschleuderung; ebenso wenn unter das Säulenende eine Flamme gehalten wurde. In beiden Fällen läßt sich aber nicht entscheiden, ob die Tötung der Seitenwände der Narbenhöhle als Reiz wirkte, oder ob die Abschleuderung eine Folge des Absterbens der Klebscheibenränder war. Immerhin wird man auf Grund der sonstigen Analogien mit *Catasetum* annehmen dürfen, daß auch bei *Cycnoches* der Erfolg der Reizung in einer Turgorsenkung in den Zellen des Klebscheibenrandes besteht. Es schließt sich also die Reizerscheinung bei den *Catasetiden* enge an die von Pfeffer beschriebenen Fälle an, in welchen als Folge eines Berührungsreizes Turgorsenkungen eintreten. Daß in jenen Versuchen, in welchen die ganze Säule in das Plasmolytikum getaucht oder fixiert wurde, eine Abschleuderung nicht stattfindet, sondern nur nach geraumer Zeit eine Lösung der Klebscheibe vom Rostellum zu beobachten ist, kann nicht verwundern. Denn in diesen Fällen wird gleichzeitig der Stipes seines Turgors beraubt und dadurch seine Spannung wesentlich herabgesetzt.

Was für Veränderungen der Reiz in den Antennen herbeiführt, konnte ich nicht ergründen. Sicher ist nur, daß hier eine Turgorabnahme auszuschließen ist. Denn wie schon früher erwähnt wurde, führt Zerstörung der Antennen durch Schwefelsäure oder siedendes Wasser nicht zur Explosion. Ich habe ferner bei je einer Blüte des hochempfindlichen Exemplares von *Catasetum purum* Glyzerin und Alkohol 96 % in das schuhförmige Labellum gebracht und die Flüssigkeiten längere Zeit darin belassen, ohne daß der Schleudervorgang ausgelöst wurde. Ebensowenig läßt sich derzeit über die Reizleitung sagen. Wichtig für diese ist jedenfalls der Umstand, daß an den Wänden der langgestreckten meist prosenchymatischen Zellen der Antennen zweifellos reichlich Plasmaverbindungen auftreten. Denn man bemerkt bei der Plasmolyse, daß die Protoplasten benachbarter Zellen stets an gegenüberliegenden Punkten an den Wänden festhaften. Diese Haftpunkte sind so zahlreich, daß die Protoplasten bei der Plasmolyse wie gekerbt erscheinen. Die Reizleitung erfolgt bei *Catasetum* zweifellos von der Antenne auf kürzestem Wege zum Klebscheibenrande: denn es gelang mir wiederholt, die Antherenkappe vorsichtig zu entfernen und die Abschleuderung nachher durch Berührung der Antennen auszulösen. Bei *Cycnoches* wird man auch eine Reizleitung vom Filament zur Klebscheibe annehmen müssen, die wohl durch das Rostellum erfolgt.

C. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Der Stipes besteht aus einer mächtigen Epidermis, deren Zellen bei *Catasetum* eigenartige schlauchförmige Fortsätze aufweisen, und mehreren Lagen langgestreckter Zellen. Sämtliche Wände sind sehr kräftig und aus mehreren Schichten zusammengesetzt, von welchen nur die innerste typische Zellulosereaktionen gibt.
2. Die Klebscheibe setzt sich aus zwei Teilen zusammen: einem Sockel, dessen derbe Zellen stark getüpfelt sind, und der Klebmasse, welche aus Schleimkugeln und harzhaltigen Klümpchen besteht. Erstere gehen aus den Wänden, letztere aus dem Inhalt der Zellen hervor, welche die Klebmasse aufbauen.

3. Zwischen Stipes und Klebscheibe einerseits und Rostellum andererseits befindet sich ein Trennungsgewebe, dessen Zellen allmählich durch Lösung der zarten Wände zugrunde gehen. In der geöffneten Blüte sind Stipes und Klebscheibe nur mehr an ihren Rändern mit dem Rostellum verbunden.
4. Auch die Gattung *Cycnoches* besitzt im Labellum ein Futtergewebe. Als Futterstoff kommt hauptsächlich das reichlich vorhandene fette Öl in Betracht.
5. Der Reizvorgang von *Catasetum* ist den seismonastischen Erscheinungen anzuschließen, da auch ein Wasserstrahl die Antennen zu reizen vermag. Auch bei *Cycnoches* sind wir berechtigt einen Reizvorgang anzunehmen.
6. Die Spannung im Stipes beruht zum Teile auf einer durch Wachstum begründeten Gewebespannung, da auch der tote Stipes seine Form und Festigkeit beibehält. Die Spannung wird aber durch den Turgor der beteiligten Zellen noch wesentlich erhöht. Zur kräftigen Abschleuderung des Pollinariums ist das Vorhandensein des Turgors in den Zellen des Stipes notwendig.
7. Der Trennungsvorgang kommt dadurch zustande, daß auf Grund der Reizung der Antennen in den Zellen, welche die letzte Verbindung zwischen Klebscheibe und Rostellum herstellen, eine Turgorsenkung eintritt. Die dadurch bedingte Kontraktion der Zellen führt zur Lockerung des Verbandes, der dann nicht mehr imstande ist, dem Zuge des Stipes zu widerstehen, und reißt. Es gelingt durch künstliche Plasmolyse dieses Gewebes den Schleudervorgang auszulösen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Berlin,
Oktober 1914.

Figuren-Erklärung.

Tafel VI.

Die Figuren sind — mit Ausnahme von Fig. 5, 10 und 11 — nach Mikrotomschnitten durch Säulen blühreifer Knospen bei der Vergrößerung Zeiss Obj. E, Oc. 2 gezeichnet; Fig. 11 nach einem Freihandschnitt durch lebendes Material bei gleicher Vergrößerung, Fig. 5 und 10 nach frischem Material bei der Vergrößerung Zeiss Obj. 2 mm Imm., Comp. Oc. 4.

Fig. 1. *Catasetum fimbriatum.* Längsschnitt durch den Stipes.

Fig. 2. *Catasetum fimbriatum.* Querschnitt durch den Stipes.

Fig. 3. *Catasetum fimbriatum.* Teil eines Säulenlängsschnittes. *r* = Zellen des Rostellums, *t* = Trennungsgewebe, *s* = Sockel der Klebscheibe.

Fig. 4. *Catasetum fimbriatum.* Teil eines Säulenlängsschnittes. *s* = Sockel, *k* = Zellen der Klebmasse.

Fig. 5. *Catasetum Trulla.* Zwei Zellen der Klebmasse in Wasser.

Fig. 6. *Cycnoches maculatum.* Querschnitt durch den Rand eines Polliniums.

Fig. 7. *Cycnoches maculatum.* Längsschnitt durch den Stipes.

Tafel VII.

Fig. 8. *Cgcnoches maculatum.* Querschnitt durch den Stipes.

Fig. 9. *Cycnoches maculatam.* Teil eines Säulenlängsschnittes. *s* = Sockel, *k* = Zellen der Klebmasse der Klebscheibe.

Fig. 10. *Cycnoches maculatum.* Zellen der Klebmasse in Wasser.

Fig. 11. *Cycnoches maculatum.* Längsschnitt durch einen Zipfel des Labellums mit Futtergewebe und Speichertracheide.

Über die Wirkung verschieden starker Röntgenstrahlen auf Keimung und Wachstum bei den höheren Pflanzen.

Von

M. Koernicke, Bonn.

Mit 4 Textfiguren[1]).

Gelegentlich eines Studienaufenthalts (Winter 1902/03) in Leipzig, den ich vor allem zur Arbeit im dortigen botanischen Institut verwendete und der für mich schon wegen der vielen Anregungen von hohem Wert war, die ich dem Leiter dieses Instituts, dem Jubilar, verdanke, wurde ich auf die Frage nach der Wirkung von stark durchdringenden Strahlen auf den lebenden Organismus hingelenkt. Im Anschluß an die damals gerade im Gange befindlichen Untersuchungen über den Einfluß von Röntgen- bezw. Radiumstrahlen auf menschliche und tierische Gewebe und Sexualzellen[2]), deren Ergebnisse auf einen wachstumshemmenden Einfluß dieser Strahlen hinwiesen, studierte ich die Wirkungen von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die verschiedensten Lebenstätigkeiten der Pflanze[3]), vor allem auf die Keimung und das

1) Die photographischen Vorlagen zu den Bildern, welche kurz vor dem Kriegsausbruch abgesandt worden waren, konnten bis zum Termin der Drucklegung nicht ausfindig gemacht werden. Statt ihrer sind z. T. Schemata reproduziert worden, welche die an den gegebenen Orten geschilderten Verhältnisse genügend klar erkennen lassen.

2) G. Perthes, Über den Einfluß von Röntgen- und Radiumstrahlen auf menschliche und tierische Gewebe und auf die befruchteten Eier von *Ascaris megalocephala*. Archiv für klinische Chirurgie, Bd. LXXI, 1903, Heft 4, S. 46 ff. Ferner: Derselbe, Über die Behandlung des Karzinoms mit Röntgenstrahlen und über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. Münch. med. Wochenschrift, LI. Jahrg., 1904, Nr. 6, S. 282/3, und Versuche über den Einfluß der Röntgenstrahlen und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche med. Wochenschrift, XXX. Jahrg., 1904, Nr. 17, S. 632 und Nr. 18, S. 668.

3) M. Koernicke, Über die Wirkung von Röntgenstrahlen auf die Keimung und das Wachstum. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XXII, 1904, S. 148 ff. — Der-

Wachstum, jene Vorgänge, die uns auch hier speziell beschäftigen sollen. Die Hauptergebnisse dieses Teils meiner damaligen Untersuchungen lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: Röntgen- und ähnlich auch die Radiumstrahlen wirken in genügend starker Intensität hemmend auf das Wachstum ein. Nach der Bestrahlung ist zunächst nichts von einer derartigen Hemmung zu bemerken, ja es tritt zunächst meist eine Wachstumsbeschleunigung zutage. Die Hemmung folgt vielmehr erst einige Zeit nach der Bestrahlung. Der Zeitpunkt des Eintretens dieser eigenartigen Nachwirkung ist von dem Objekt und seinem physiologischen Zustand im Moment der Bestrahlung abhängig. Ist die Intensität der Bestrahlung nicht stark genug gewesen, so bleibt die Wachstumshemmung nur eine vorübergehende. Ein Aufheben der Keimkraft von trockenen, wie gequollenen Samen der zu den Versuchen herangezogenen Pflanzenarten war selbst nach zweimaliger, sehr intensiver Bestrahlung nicht zu erreichen. Die verschiedenen Pflanzenarten zeigten oft starke Unterschiede in ihrer Sensibilität den Strahlen gegenüber.

Diese Untersuchungen, von denen wir des weiteren die mit Röntgenstrahlen angestellten allein berücksichtigen wollen, erlangten zunächst nur bis zu einem gewissen Grade das Interesse der Biologen. Die Botaniker vor allem, die sich anfangs lebhaft bei der Erforschung der Röntgenstrahlen-Wirkungen auf die Pflanze beteiligt hatten, setzten ganz aus. Der Grund dazu lag wohl hauptsächlich in dem Umstand, daß unter natürlichen Verhältnissen eine Wirkung von Röntgenstrahlen kaum in Betracht kommt[1]), ferner für physiologische, insbesondere Fortpflanzungs- und Vererbungsfragen betreffende Versuche in den meisten Fällen weit günstigere Objekte auf tierischem Gebiet sich finden. Da unternahmen es die Mediziner, die ihnen wertvoll erscheinenden Erkenntnisse auch nach dieser Seite hin sich selbst zu verschaffen.

---

selbe, Die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Keimung und das Wachstum. Ebenda, S. 155 ff. — Derselbe, Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. Ebenda, Bd. XXIII, 1905, S. 324 ff. — Derselbe, Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ebenda, 1905, S 404 ff. — Derselbe, Über die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanze. Himmel und Erde, Berlin, Bd. XVII, 1904, S. 1 ff. — Derselbe, Die Wirkung der Radiumstrahlen auf den pflanzlichen Organismus. Sitzber. der niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde zu Bonn, Dezember 1905.

1) Vgl. N. J. C. Müller, Kommen die Röntgenstrahlen im Sonnenstrahl für die Pflanze zur Wirkung? Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIV, 1896, S. (66) ff.

Wertvoll, ja notwendig waren entsprechende Versuche deshalb geworden, weil die auf physikalischem Gebiet gewonnenen Errungenschaften zu einem weiteren Ausbau und einer Verbesserung der bei der Röntgentherapie zur Anwendung gebrachten Apparatur geführt hatten, die in den Einrichtungen von harten und weichen Röhren, Filtern, Strahlungsmessern usw. heute vorliegen. So bot sich die Aussicht, einwandfreiere Resultate zu erhalten, als es früher möglich war, und manche Widersprüche zu beseitigen, die sich wohl nur auf die Unvollkommenheit der früher zu Gebote stehenden Vorrichtungen zurückführen ließen und naturgemäß ein Gefühl der Unsicherheit bei der therapeutischen Verwendung der Röntgenstrahlen im Gefolge hatten.

Die meisten der damaligen Versuche, die oft mit sehr starken Strahlungsintensitäten angestellt worden waren[1]), ergaben ähnliche Resultate, wie die von mir bei meinen Untersuchungen erhaltenen. Man war geneigt, diese Wirkungsweise starker Röntgenstrahlenmengen, die in einer Wachstumshemmung ihren Ausdruck findet, allgemein für alle Intensitäten der in Anwendung gebrachten Röntgenstrahlen anzunehmen. Es mehrten sich aber im Lauf der Zeit die Angaben, die einem wachstumsbeschleunigenden Einfluß der Strahlen das Wort sprachen. Auffällig waren schon die 1906 veröffentlichten Versuchsresultate Evlers gewesen. Evler sah, daß geröntgte Samen von Bohnen, Radieschen, Kresse, Kürbis und Gurken schneller aufgingen, kräftigere Pflanzen gaben und eher zur Blüte kamen, als die ungeröntgten Samen derselben Pflanzenarten[2]). Ähnliche Resultate ergaben die 1910 publizierten Versuche von H. E. Schmidt. Es waren da sechs Stunden gequollene, einjährige Zuckererbsen, die vor der Aussaat mit z. T. sehr geringen Mengen von Röntgenstrahlen behandelt wurden und bei ihrer Weiterentwicklung gegenüber den unbestrahlten Kontrollen eine viel stärkere Wachstumsintensität erkennen ließen[3]).

---

1) Vgl. das Nähere in meinem Beitrag zum IV. Band des Handbuchs der gesamten mediz. Anwendungen der Elektrizität, dessen Herausgabe nach Beendigung des Krieges erfolgen wird.

2) Evler, Über die heilende Wirkung der Röntgenstrahlen bei abgegrenzten Eiterungen. Veröffentl. a. d. Gebiete des Militär-Sanitätswesens, H. XXXV, Berlin, 1906, zugleich Festschr. für E. v. Bergmann.

3) H. E. Schmidt, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung kleinerer und größerer Röntgenstrahlenmengen auf junge Zellen. Berliner klin. Wochenschr., 1910, Nr. 21, S. 972.

Den Angaben H. E. Schmidts kam deshalb ein besonderer Wert zu, weil aus ihnen genauer die Strahlenmengen zu ersehen waren, die bei den Versuchsobjekten zur Wirkung gelangten. Sie sind dort in „Erythemdosen“ (E. D.) angegeben. Eine solche Erythemdosis stellt nach den heute geltenden Messungen fünf Holzknecht-Einheiten (H.) dar. Die Holzknecht-Einheiten werden mit dem Chromoradiometer bestimmt, dessen Prinzip auf der Farbenänderung eines neben das zu bestrahlende Objekt gelegten Reagenzkörpers beruht, der durch die Röntgenstrahlen je nach der Zeit der Expositionsdauer verschieden intensiv grün gefärbt wird. Durch Vergleich mit einer Standardskala wird die Stärke der Farbenänderung festgestellt. — Die Holzknecht-Einheiten ihrerseits werden heute meist mit je 2 x eingeschätzt. Jedes x stellt dabei eine quantimetrische Einheit der Röntgenstrahlenmengen dar, die nach Kienböck[1]) auf folgende Weise bestimmt wird: „Zur Dosenmessung wird die radiochemische Wirkung der Röntgenstrahlen auf die photographische Schichte ausgenutzt. Man verwendet Chlorbromsilbergelatinepapier von bestimmter Empfindlichkeit. Quantimeterpapier: von diesem werden schwarz kuvertierte Streifen für die Dauer der therapeutischen Sitzung in der Dunkelkammer einer bestimmten Entwicklung mit nachfolgender Fixierung unterzogen. Die Entwicklung des Streifens geschieht mit Entwickler von vorgeschriebener Zusammensetzung bei Zimmertemperatur (18° C) eine Minute lang, wodurch sich das Reagenzpapier um so dunkler grau färbt, je größere Lichtmengen absorbiert wurden. Aus dem Entwickler wird der Streifen nach raschem Eintauchen in Wasser in eine gewöhnliche Fixierlösung gebracht, wo er auch nur kurz verweilt und die Färbung des Papiers lichtbeständig wird. Der Streifen wird nun noch feucht oder nach dem Trocknen mit der Normalskala verglichen. Diese besteht aus demselben photographischen Papier wie der Reagenzstreifen und ist von der Fabrik durch stufenweise Belichtung mit bestimmten graduierten Glühlichtmengen 1—20 und durch nachfolgende Entwicklung hergestellt, zeigt demnach eine ganze Reihe stufenweise dunkler werdender Felder. Diese geben in quantimetrischen Einheiten, x genannt, Röntgenlichtdosen an.“ So ist denn eine Erythemdosis (1 E. D.) = fünf Holzknecht-Einheiten (5 H) = zehn Kienböck-Einheiten (10 x). — Bei der Mehrzahl der einschlägigen Publikationen

1) R. Kienböck, Radiotherapie. Stuttgart, 1907, zitiert in H. Gocht, Handbuch der Röntgenlehre, IV. Aufl., Stuttgart, 1914, S. 447.

ist über die Intensität der zur Wirkung kommenden Strahlenmengen nichts Präzises zu erfahren, wobei ja wohl als Grund der zu berücksichtigen ist, daß erst in neuerer Zeit die Dosierungstechnik mehr gefördert worden ist. Jedenfalls sind manche Abweichungen in den Versuchsresultaten auf die geringe Kontrollmöglichkeit der jeweils zur Wirkung gebrachten Strahlungsintensitäten zurückzuführen.

Die Annahme, daß geringe Röntgenstrahlendosen wachstumsfördernd wirken, wurde weiterhin (1913) durch die Untersuchungsergebnisse von Erwin Schwarz gestützt. In seinem Bericht darüber [1]) ist die Versuchsanordnung auch genauer angegeben, so daß man sich ein einigermaßen klares Bild von den dabei zur Wirkung gekommenen Strahlungsintensitäten machen kann.

Als Versuchsobjekte benutzte Erwin Schwarz die dicke Bohne, *Vicia Faba* [2]). Je drei ruhende Samen davon wurden mit Gundelach-, Polyphos- und Müller-Röhren von einem Härtegrad von 5—6 Wehnelt bei einer Belastung mit 1—2 DMA der Bestrahlung ausgesetzt, und zwar 30, 60, 90, 150 und 300 Sekunden lang, entsprechend einer Dosis von etwa $^1/_{60}$ bis $^1/_6$ x. Gleich nach der Bestrahlung gelangten die Samen in die Erde. Nach 8 Tagen erschienen zuerst die Keimsprößchen der mittelbestrahlten Bohnen; nach 3 Wochen zeigten die 30-Sekunden-Pflanzen eine geringere, die 60-, 90-, 150-Sekunden-Pflanzen jedoch eine auffallend größere Höhe, als die Kontrollpflanzen, während die 300-Sekunden-Pflanzen nur $^1/_{10}$ der Höhe der Kontrollpflanzen und $^1/_{20}$ der Höhe der 150-Sekunden-Pflanzen aufzuweisen hatten. — Es zeigte sich im übrigen, daß in der vorhin angegebenen Weise bestrahlte Samen, einige Zeit trocken aufbewahrt und dann zum Keimen gebracht, den Wachtumsreiz 4 Wochen beibehielten, während er nach 8-wöchentlicher Aufbewahrung bei der Keimung nicht mehr zu erkennen war.

Bei der Untersuchung des Einflusses der gleichen, eben angegebenen Strahlenmengen auf bereits gekeimte Samen, wurden von den vorgekeimten Bohnen, um das Spiel des Zufalls möglichst auszuschließen, als Kontrollpflanzen die kräftigsten Exemplare aus-

1) Erwin Schwarz, Der Wachstumsreiz der Röntgenstrahlen auf pflanzliches und tierisches Gewebe. Münch. mediz. Wochenschrift, 1913, Nr. 39. Kurzer Bericht darüber in der „Umschau“ 1914, Nr. 1, S. 15.

2) E. Schwarz gibt allerdings im Text grüne Bohne (das wäre botanisch *Phaseolus*) an. Es handelt sich aber, wie die Bilder zeigen, um die dicke Bohne, u. a. auch Puffbohne genannt, *Vicia Faba*.

gesucht und dann für die Versuche mit geringerer Bestrahlungsdauer die größten Exemplare verwandt, so daß die schwächsten Exemplare die stärkste Strahlenmenge erhielten. Auch bei diesem Versuch zeigten sich nach 3 Wochen die 30-, 60- und 90-Sekunden-Pflanzen beträchtlich im Wachstum gefördert. Die 150- und 300-Sekunden-Pflanzen waren dagegen im Wachstum stark zurückgeblieben.

Die in den eben zitierten E. Schwarz'schen Versuchsergebnissen zutage tretende wachstumsfördernde Wirkung geringer Strahlenmengen war so auffällig, daß sie mich, der ich bisher eigentlich nur die wachstumshemmende Wirkung dieser Strahlen in meinen früheren Versuchen kennen gelernt hatte, zur Wiederaufnahme von Röntgenversuchen anregten und veranlaßten, besonders der Wirkung geringer Strahlungsintensitäten auf den pflanzlichen Organismus mein Augenmerk zuzuwenden und sie auf breiterer Basis, als es von E. Schwarz geschehen war, zu studieren. Es war ja u. a. möglich, daß diese Versuche bis zu einem gewissen Grade auch praktische Bedeutung gewönnen und, nachdem in der Landwirtschaft die Aussichten auf eine erfolgreiche Elektrokultur immer mehr geschwunden waren, solche auf eine eventl. praktisch verwendbare Röntgenkultur sich eröffneten.

Als Versuchspflanzen wurden gewählt: *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Phaseolus vulgaris*, *Lupinus albus*, *Brassica napus*, *Sinapis arvensis*, *Papaver somniferum*, *Zea Mays*, *Triticum vulgare*, *Avena sativa*. Es waren also Pflanzen, deren Samen die verschiedensten morphologischen und keimungsphysiologischen Unterschiede aufwiesen. Neben solchen, wo die Hauptmasse der Samen die Keimblätter ausmachen, die sich bei den einen über den Erdboden erheben, ergrünen und sich bis zu einem gewissen Grade weiter entwickeln (*Phaseolus vulgaris*, *Lupinus*, *Brassica*, *Sinapis*, *Papaver*), bei den andern mehr oder minder im Boden stecken bleiben, dabei sich wenig weiter entwickeln (*Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*), waren es die Getreidearten (*Zea Mays*, *Triticum vulgare*, *Avena sativa*), deren Körner der Hauptmasse nach aus nicht weiter entwicklungsfähigem Endosperm bestehen.

Es gelangten zunächst trockene, ruhende Samen zur Bestrahlung, weiterhin solche, die 1 Tag, 2 Tage und mehr in Wasser gequollen waren, ferner solche, die bereits das Keimwürzelchen entwickelt hatten und endlich in Töpfen gekeimte, junge, gleich kräftig erscheinende Pflänzchen.

Die Bestrahlungen wurden mit einem „Apex"-Röntgeninstrumentarium ausgeführt und zwar mit harten und weichen Röhren, teils mit, teils ohne Filter.

Für die harten Bestrahlungen wurde eine Müller-Wasserkühlröhre verwandt, die bei einer Stromstärke von 3—4 MA die Härte 13 nach Wehnelt aufwies und in einer Entfernung von 24 cm ohne Filter eine Erythemdosis (10 x) in 5 Min. 55 Sek., mit 2 mm Aluminiumfilter dieselbe Dosis in 14 Minuten ergab.

Die weichen Bestrahlungen wurden mit einer Gundelach-Therapieröhre durchgeführt, die bei $2^1/_2$ MA Stromstärke die Härte $5^1/_2$ bis 6 nach Wehnelt aufwies und mit der man ohne Filter in 24 cm Entfernung eine Erythemdosis in 14 Min. erhielt[1]).

Die in den einzelnen Versuchsreihen applizierten Strahlungsdosen wurden zunächst abgestuft in solche von 10 x, 7 x, 5 x, 3 x, 1 x, $^1/_5$ x, $^1/_{10}$ x, $^1/_{20}$ x, $^1/_{30}$ x und $^1/_{50}$ x.

Es waren somit die Strahlungsintensitäten $^1/_{30}$ x bis $^1/_6$ x, bei welchen E. Schwarz eine besondere Beeinflussung der Versuchspflanzen feststellte, in ihnen enthalten, daneben noch beträchtlich höhere.

Weiterhin wurden in besonderen Fällen noch stärkere Dosen verabreicht. Diese wurden mit Quantimeterstreifen in der Ebene der bestrahlten Objekte gemessen.

Die Samen — bei jedem Versuch 220—3000 Exemplare — gelangten gleich nach der Bestrahlung in mit feuchtem Pappelsägemehl beschickte Blumentöpfe, in denen sie unter möglichst gleichen Bedingungen ihre erste Entwicklung durchmachten. Hierauf wurden sie ins Freiland ausgesetzt.

Von den Versuchspflanzen wies eine sichtliche Beeinflussung des Wachstums durch die Röntgenstrahlen eigentlich nur *Vicia Faba* auf. Betreffs der Keimung zeigten allerdings die übrigen Versuchspflanzen, außer den Getreidearten, bei welchen überhaupt keine Wirkung zu erkennen war, analoge Verhältnisse wie *Vicia Faba*, wenn auch in schwächerem Maße. In der weiteren Entwicklung glich sich bei ihnen der anfänglich zu beobachtende geringe Vorsprung bald aus, und nach einiger Zeit war kein Unterschied mehr zu bemerken.

---

1) Für die Überlassung der genannten Röntgeneinrichtungen zum Zweck meiner Bestrahlungsversuche und die dabei gewährte Hilfeleistung durch sein Personal bin ich Herrn Kollegen Paul Krause, Direktor der medizin. Poliklinik in Bonn, zu aufrichtigem Dank verpflichtet, ebenfalls meinem Assistenten, Herrn Dr. F. Arens, der sich um die Durchführung der Versuche nach den verschiedensten Seiten hin verdient gemacht hat.

Aus den zahlreichen, von uns durchgeführten Versuchsreihen seien zunächst jene hier vorgeführt, bei welchen die auffälligsten Wirkungen sich zeigten. Das war, wie auch schon angedeutet, bei *Vicia Faba* der Fall. Die verschiedenen Versuchsanstellungen ergaben dabei folgendes:

Von den ruhenden Samen keimten die stärker bestrahlten durchweg früher als die schwächer oder gar nicht bestrahlten, und dementsprechend waren die daraus hervorgehenden Pflänzchen zunächst etwas in der Entwicklung voraus (vgl. Fig. 1); doch glich sich dieser Unterschied in der weiteren Entwicklung aus und war zur Blütezeit nicht mehr zu erkennen.

Ebenso verhielten sich die Pflanzen, welche aus den nach 1- und 2-tägiger Quellung bestrahlten Samen gezogen waren.



Fig. 1. Schematische Darstellung der Sproßhöhe 4 Wochen alter Versuchspflanzen von *Vicia Faba*, die aus Samen erzogen waren, welche in ruhendem Zustand verschieden starke Dosen von Röntgenstrahlen empfangen hatten. — Bei 0 die Sproßhöhe der aus unbestrahlten Samen hervorgegangenen Kontrollpflanzen.

Bei den 3 Tage gequollenen Samen zeigte sich jedoch in sofern ein Unterschied, als die mit 7 x und 10 x bestrahlten zunächst ein wenig im Wachstum gehemmt wurden, was aber bei der weiteren Entwicklung sich ausglich.

Wurden die Samen mit eben hervorgebrochenem Würzelchen der Bestrahlung ausgesetzt, so blieben bereits die 3 x-Pflänzchen bei der weiteren Keimung zunächst zurück, wogegen die mit $^1/_{30}$ bis $^1/_{10}$ x applizierten sich gegen die Kontrollen etwas gefördert zeigten. Auch bei diesen Versuchsreihen glich sich der anfangs z. T. beträchtliche Unterschied weiterhin fast vollkommen aus; zur Blütezeit wiesen diese Pflanzen bis auf die etwas schmächtigeren 10 x-Pflanzen ein gleichmäßiges Aussehen auf. Aus Fig. 2 ist der schädigende Einfluß stärkerer Röntgenstrahlungen deutlich ersicht-

lich. Sie zeigt einen unbestrahlten (*a*), einen mit 10 x (*b*) und einen mit 15 x (*c*) bestrahlten Keimling 9 Tage nach der Bestrahlung.

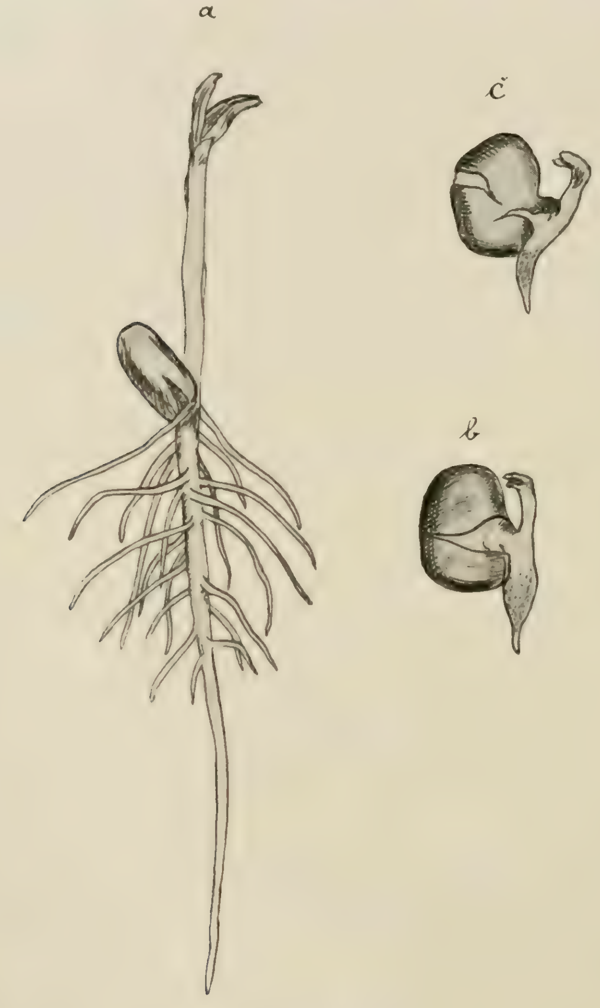


Fig. 2.
Keimlinge von *Vicia Faba*, hervorgegangen aus Samen, die in gequollenem Zustand mit eben hervorgebrochenem Würzelchen bestrahlt worden waren. 9 Tage nach der Bestrahlung. Die zur Wirkung kommende Strahlungsdosis betrug bei *a* . . . 0 x, bei *b* . . . 10 x, bei *c* . . . 15 x. — $^3/_5$ nat. Größe.

Während die Kontrollpflanze eine starke Hauptwurzel mit zahlreichen Seitenwurzeln ausgebildet hatte, waren bis zu dieser Zeit die Wurzeln der stark bestrahlten Individuen, wie die in Fig. 2 zur Darstellung

gekommenen, meist kaum gewachsen, schlaff und gebräunt. Weiterhin gingen die Wurzeln dieser bestrahlten Pflänzchen zugrunde; es bildeten sich aber in der Folge am Wurzelhals Adventivwurzeln, die den Pflänzchen ein, wenn auch zunächst entsprechend langsames, Weiterwachsen erlaubten.

An den bereits im vorgerückten Keimungszustand bestrahlten Pflanzen war von einer Förderung des Wachstums, auch nach Applizierung der schwächeren Dosen, nichts zu bemerken. Bei den Dosen von 3 x an aufwärts fiel dagegen besonders stark der schädigende Einfluß auf: die Pflänzchen blieben bald entsprechend der Intensität der erhaltenen Dosis in ihrer Entwicklung zurück. Die Blätter blieben klein, krümmten sich unregelmäßig ein und zeigten ein mehr oder minder gesprenkeltes Aussehen. Mit zunehmendem Alter traten diese Erscheinungen noch deutlicher hervor. Vier Wochen nach der Bestrahlung waren die 10 x-Pflanzen kaum weitergewachsen und auch die 3-, 5- und 7 x-Pflanzen entsprechend zurückgeblieben. Weiterhin starb bei den 10 x-Pflanzen z. T. der Hauptsproß ab. Er wurde dann zuweilen durch Adventivsprosse ersetzt. Diese, wie die erhalten gebliebenen Hauptsprosse der stark bestrahlten Pflanzen ließen auch nach 10 Wochen noch eine deutliche Wachstumshemmung erkennen, die auch in der weiteren Entwicklung nicht ausgemerzt wurde.

Ein Überblick über die im Vorigen niedergelegten Versuchsergebnisse weist darauf hin, daß die verschiedenen Pflanzenarten eine verschiedene Röntgenempfindlichkeit besitzen; er stützt ferner die Annahme, die auch von anderen Seiten vertreten wird, daß, je reger die Lebenserscheinungen in einem Organismus von statten gehen, desto stärker und eher der Einfluß der Bestrahlung sich geltend macht. In unseren Versuchen ließ sich dabei ein Unterschied in der Wirkung harter und weicher Strahlen nicht konstatieren, auch nicht ein solcher in der Wirkung gefilterter und ungefilterter Strahlen[1]).

Ganz besonders röntgenempfindlich hat sich die dicke Bohne, *Vicia Faba* erwiesen, die im Zusammenhang mit den

---

1) Ein solcher war von C. J. Gauss und H. Lembcke (Röntgentiefentherapie Berlin-Wien 1912) allerdings bei Wirkung der stärkeren Strahlungsintensität 85 x angegeben worden. Ihre Versuche mit *Vicia Faba* schienen den Schluß zuzulassen, daß gefilterte Strahlen eine stärkere Schädigung auf die Pflanzen ausüben und zwar steigend mit steigender Filterdicke.

gleichgerichteten Versuchen von E. Schwarz in ihrem Verhalten den Röntgenstrahlen gegenüber genauer studiert wurde. Bringen wir unsere speziell bei dieser Pflanzenart gewonnenen Versuchsergebnisse in Vergleich mit denen von E. Schwarz, so ergibt sich folgendes: Wohl ließ sich auch in unseren Versuchsreihen eine auf die Wirkung der Röntgenstrahlung zurückzuführende Wachstumsförderung erkennen, und zwar, entsprechend den Schwarzschen Angaben, nur bei Bestrahlung von ruhenden oder gekeimten Samen; doch erreichte diese Wachstumförderung in keinem Fall den von E. Schwarz angegebenen hohen Grad (vgl. die Fig. 3);

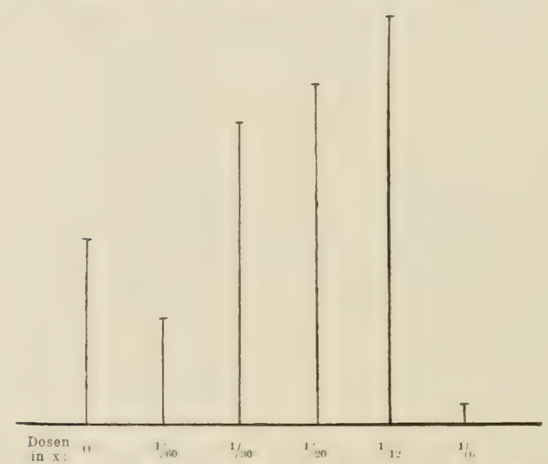


Fig. 3. Sproßhöhen der in der Fig. 1 der Schwarzschen Publikationen dargestellten Versuchspflanzen. Sie wurden mit den in Fig. 1 dieser Arbeit wiedergegebenen Sproßhöhen unserer Versuchspflanzen ins gleiche Größenverhältnis (1 : 10) gebracht [1].

ferner trat sie erst bei Strahlungsintensitäten von 1-5 x bezw. $^1/_{30}$-$^1/_{10}$ x auf, während die E. Schwarzschen Versuchspflanzen schon nach Bestrahlung mit $^1/_{30}$-$^1/_{12}$ x

1) Die hier dargestellten Sproßhöhen der 3 Wochen alten Schwarzschen Versuchspflanzen sind schon an und für sich beträchtlicher als die unserer, noch 1 Woche älteren Pflanzen. Der Grund dafür liegt wohl darin, daß die Schwarzschen Versuchspflanzen, obgleich am Fenster gezogen, unnatürlich schwaches Licht empfangen hatten. Den Bildern nach zu urteilen, waren sie stark vergeilt. Wenn auch dies Moment mit in Rechnung gestellt, also die Höhe der einzelnen Pflanzen entsprechend reduziert wird, bleibt übrigens doch noch ein beträchtlicher Höhenunterschied zwischen unseren und den Schwarzschen Versuchspflanzen bestehen.

bezw. $^{1}/_{60}$-$^{1}/_{15}$ x die bedeutende Wachstumssteigerung aufwiesen. Bei einer Strahlungsintensität von $^{1}/_{6}$ x, die bei den E. Schwarz'schen Versuchen mit ruhenden Samen bereits eine deutliche Hemmung des Wachstums bewirkte, zeigten unsere entsprechenden Versuchspflanzen keine Beeinflussung. Eine solche wurde erst, und zwar nach der wachstumsfördernden Seite, wie schon gesagt mit 1-5 x erreicht. Eine Hemmung des Wachstums trat erst nach einer Bestrahlung über 100 x zutage.

Suchen wir nach einer Erklärung der erheblichen Abweichungen, die zwischen dem Verhalten unserer Versuchsreihen und dem der entsprechenden von E. Schwarz bestehen, so ist zunächst der Punkt auszuschalten, es wären bei unseren Versuchen andere Strahlungsintensitäten zur Anwendung gekommen, als bei den E. Schwarzschen. Die im Anschluß an die von E. Schwarz angegebenen Dosierungen erfolgte, sorgfältige Berechnung der Strahlungsintensität durch die in der Bonner medizin. Poliklinik wirkenden Experten und die Beobachtung aller Kautelen, welche die modernen Hilfsmittel gewähren, schließen wenigstens einen Fehler unsererseits aus. Die nach der Richtung gehende Erklärungsmöglichkeit, es läge ein Spiel des Zufalls vor, indem gerade Individuen mit sehr starker Wachstumsenergie unter der verhältnismäßig sehr geringen Zahl von Versuchspflanzen, mit der Schwarz operierte, zur Auswahl gekommen wären, wird, wenn wir uns der Art der Versuchsanstellung von E. Schwarz erinnern[1]), wenigstens für die gekeimten Bohnen ausgeschaltet. E. Schwarz berichtet darüber mit folgenden Worten: „Um die Möglichkeit auszuschließen, daß zufällig nur immer solche Keime bestrahlt wurden, die an sich schon sich durch eine vermehrte Wachstumsenergie auszeichneten, wie sie innerhalb normaler Grenzen liegt, und um die Strahlenwirkung auf bereits keimende Pflanzen zu studieren, habe ich in mehreren Versuchen die Bohnen vor der Bestrahlung in feuchten Tupfern im Brutschrank aufkeimen lassen. Wenn nach etlichen Tagen die Triebe zum Vorschein kamen, wurden die drei Bohnen, die die längsten und kräftigsten Triebe aufwiesen, ausgesucht und als Kontrollpflanzen in den ersten Topf gesetzt. Alle anderen Bohnen mit ihren verschieden langen und kräftigen Trieben wurden bestrahlt und zwar so, daß diejenigen von ihnen, die am stärksten

---

1) Vgl. S. 420, 421.

getrieben hatten, am schwächsten bestrahlt wurden, die Bohnen mit schwachen oder gar keinen Trieben jedoch am stärksten." Die Resultate ergaben dabei, daß die Bohnen, welche sich den anderen gegenüber durch eine gewisse Keimträgheit kennzeichneten, durch schwache Bestrahlung derart angeregt wurden, daß sie die normal sich entwickelnden Kontrollpflanzen, zu denen, wie wir erinnern, besonders kräftige Exemplare ausgesucht worden waren, weit überholten. Die Annahme, daß E. Schwarz eine besonders sensible *Vicia-Faba*-Sorte in die Hand geraten war, die er bei seinen Versuchen benutzte, gibt wohl am ehesten die Erklärung zu dem von dem der unsrigen abweichenden Verhalten seiner Versuchspflanzen. Daß aber auch dabei die einzelnen Exemplare eine individuell verschiedene Wachstumsenergie besessen haben, darauf weist u. a. die Abbildung 2 seines Aufsatzes in der Münchener medizin. Wochenschrift hin, deren Höhenunterschiede aus der nebenstehenden Fig. 4 zu erkennen sind.



Fig. 4. Höhenunterschiede der Einzelindividuen von *Vicia Faba* in drei Kulturen von E. Schwarz.

Mit der Feststellung der Tatsache, daß die meisten der zu den Versuchen herangezogenen Samen von Kulturpflanzen so wenig röntgenempfindlich sind, dazu bei der am meisten röntgenempfindlichen dicken Bohne die Sensibilität je nach der Sorte und bis zu einem gewissen Grade auch bei jedem Individuum innerhalb der Sorte schwanken kann, ist die Aussicht auf eine praktische Verwendbarkeit der Röntgenstrahlen in der Landwirtschaft, wie sie sich in Anknüpfung an die Schwarzschen Untersuchungsresultate zunächst zu eröffnen schien, geschwunden.

Über die innere Ursache der auch bei unseren Versuchs-Sorten immerhin deutlich in die Erscheinung getretenen Röntgenempfindlichkeit von *Vicia Faba* läßt sich vor der Hand Sicheres nicht aussagen, ebenfalls nicht über die der geringen Sensibilität der anderen zu den Versuchen verwendeten Pflanzenarten. Die Erklärung wird evtl. im Zusammenhang mit der Größe der Versuchsobjekte, vielleicht auch der Zahl und Größe der einzelnen Zellen

derselben stehen, wovon, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, die Absorptionsmenge der sie treffenden Strahlenenergie abhängt. Darauf deuten folgende Versuchsergebnisse hin, die ich mit verschieden großen Samen erhielt: Bei der dicken Bohne *(Vicia Faba)* zeigte sich eine Schädigung bei Intensitäten über 100 x; bei dem Mais *(Zea Mays)*, dessen Körner beträchtlich geringeren Umfang besitzen, erst bei 250 x; die winzigen Mohnsamen *(Papaver somniferum)* schließlich keimten noch bei Dosierungen von 500 x fast ungeschwächt. — Auch der Plasmareichtum und Wassergehalt der Zellen muß bei der evtl. Lösung dieser Frage in Betracht gezogen werden. Die auffallend starke Widerstandsfähigkeit der Bakterien, Organismen von sehr geringer Größe mit sehr geringem, dabei wasserarmem Plasma, und die auffallend starke Röntgenempfindlichkeit der im Vergleich zu den vegetativen Zellen beträchlich größeren, plasmareicheren, wohl auch wasserhaltigeren Sexualzellen bezw. Sexualzellbildner, dürften hier entsprechende Anknüpfungspunkte geben.

In ihrer Wirkung auf den pflanzlichen Organismus lassen sich die Röntgenstrahlen mit anderen Strahlungen[1]) in Parallele stellen, die in stärkerer Intensität einen wachstumshemmenden Einfluß ausüben, ja direkt schädigen, in schwächerer jedoch wachstumsanregend, bezw. -beschleunigend wirken können und so sich ähnlich verhalten wie andere in stärkerer Applizierung dem Pflanzenleben schädliche Agentien, z. B. Verletzungen[2]), vor allem Gifte, deren wachstumsstimulierende Wirkung bei schwächeren Dosen gerade jetzt wieder eingehendere Untersuchung erfährt[3]). Das aus den Erfahrungen

---

1) S. u. a. die Literatur in L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl., 1913, S. 418. — H. Molisch, Über den Einfluß der Radiumemanation auf die höhere Pflanze. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien. 1912, Bd. CXXI, Abt. I. S. 833. — Derselbe, Das Radium und die Pflanze. Vortr. des Vereins zur Verbreit. naturwiss. Kenntnisse in Wien, LIII. Jahrg., Heft 6, 1913. — E. J. Russel, Boden und Pflanze. (Deutsch von H. Brehm), 1914, S. 64 ff.

2) C. O. Townsend, The correlation of growth under the influence of injuries. Ann. of Bot., Vol. XI, 1897, S. 509 ff.

3) Neben den Angaben in W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., I. Bd., 1897, S. 408 ff. und II. Bd., 1904, S. 127 ff., s. a.: F. Czapek, Biochemie der Pflanzen, I. Aufl., II. Bd., 1905, S. 892 ff. und ebenda, II. Aufl., I. Bd., 1913, 3. Kapitel. — V. Grafe, Einführung in die Biochemie, 1913, S. 334. — Vgl. im besonderen: Clausen, Weitere Erfahrungen mit der Anwendung sogenannter Reizstoffe. Deutsche Landwirtsch. Presse, Dezember 1913, S. 1217. — A. Stutzer, Neue Ziele bei der Herstellung und Anwendung von Düngestoffen. Jahrb. d. deutsch. Landwirtschaftsgesellsch., Bd. XXIX, 1914, S. 47. — Derselbe, Die Wirkung von Reizstoffen (katalytischer Dünger) auf den Ernteertrag. Arbeiten d. deutsch. Landwirtschaftsgesellsch., H. 258. Fünfjährige

über die Wirkung von Giften auf bestimmte Tätigkeiten des Organismus[1]) hergeleitete, von F. Hueppe formulierte Gesetz, demzufolge „jeder Körper, der in bestimmten Konzentrationen Protoplasma tötet, in geringerer Menge die Entwicklungsfähigkeit aufhebt, in noch geringeren Mengen umgekehrt als Reiz wirkt und die Lebenseigenschaften erhöht"[2]), läßt sich damit auch auf die Röntgenstrahlen, wohl auch auf die anderen Strahlengattungen ausdehnen.

Düngungsversuche in Ostpreußen, 1914, S. 205 ff. — Derselbe, Weitere Erfahrungen mit der Anwendung sogen. Reizstoffe. Deutsche Landw. Presse, 1914, S. 1.

1) Vgl. dazu W. Pfeffer, Über Elektion organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, 1895, S. 238, Anm. 1.

2) F. Hueppe, Naturwissenschaftliche Einführung in die Bakteriologie, 1896, S. 55.

Über synthetische Vorgänge im pflanzlichen Organismus.

II. Vorkommen, Bedeutung und Bildung des Rohrzuckers bei der Keimung von *Pisum sativum*.

Von

P. Boysen-Jensen.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Laboratorium der Universität Kopenhagen.)

I. Einleitung.

Schon mehrmals ist von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden, daß eine Rohrzuckerbildung während der Keimung stattfinden kann. Kjeldahl[1]) zeigte, daß ungekeimte Gerste etwa 1,1 %, Grünmalz dagegen 4,7 % Saccharose enthält. Andere Forscher kamen zu ungefähr demselben Ergebnisse. O'Sullivan[2]) z. B. fand in ungekeimter Gerste 0,8—1,6 %, in Malz 2,8—6,0 % Saccharose. Später ist dieselbe Frage eingehend von Brown and Morris[3]) untersucht worden. Sie bestimmten den Saccharosegehalt sowohl in den Endospermen wie in den Embryonen der Gerste und fanden dabei folgendes (die Zahlen bedeuten Prozente der Trockensubstanz):

---

1) Kjeldahl, Undersögelser over Kulhydrater i Byg og Malt med särligt Hensyn til Forekomsten af Rörsukker. Medd. f. Carlsberg Labor. I, p. 339, 1881.

2) O'Sullivan, On the Sugars of Some Cereals and of Germinated Grain. Journ. Chem. Soc., Transact., Vol. 49, p. 58, 1886.

3) Brown and Morris, Researches on the Germination of some of the Gramineae. Journ. Chem. Soc., Transact. Vol. 57, p. 458, 1890.

	Gerste, in 48 Stunden eingeweicht		Nach Keimung in 10 Tagen	
	Embryonen	Endosperme	Embryonen	Endosperme
Rohrzucker . .	5,4	0,3	24,2	2,2
Invertzucker .	1,8	0,2	1,2	2,2
Maltose . . .	—	—	—	4,5
Total	7,2	0,5	25,4	8,9

Die Vermehrung des Rohrzuckers findet also vorzugsweise in den Embryonen statt.

Nach den Untersuchungen von Schulze[1]) findet sich in ungekeimten Lupinensamen kein Rohrzucker; aus Lupinenkeimlingen ließ sich aber Rohrzucker in reichlicher Menge isolieren.

Auch die Ergebnisse verschiedener anderer Forscher deuten darauf hin, daß eine Rohrzuckersynthese bei der Keimung als eine ziemlich allgemeine Erscheinung zu betrachten ist.

Bequemer als bei der Gerste läßt sich aber nach meinen Erfahrungen die Rohrzuckersynthese bei der Erbse untersuchen, namentlich deswegen, weil hier nur sehr geringe Spuren von direkt reduzierenden Zuckerarten vorkommen.

II. Methodik.

Nachdem die Erbsen 24 Stunden eingeweicht waren, wurden sie in einer Schale in dampfgesättigter Luft gestellt um zu keimen. Die meisten Versuche wurden mit Erbsenkotyledonen angestellt. Nachdem die Keimpflanzen die vorgeschriebene Größe erreicht hatten, wurden die Kotyledonen von den Embryonen getrennt.

Die Kotyledonen bilden, wenn gutes Erbsenmaterial vorhanden ist, ein ziemlich gleichartiges Material. Doch muß man dafür Sorge tragen, daß die Verteilung des Materials in den verschiedenen Versuchsportionen so gleichförmig wie möglich wird. In vielen Fällen genügt es, Versuchsportionen von 20 g zu verwenden; besser aber ist es, Portionen von 40 g zu brauchen. Kontrollportionen von dieser Größe weichen, wie die folgenden Zahlen zeigen,

1) Schulze u. Frankfurt, Über die Verbreitung des Rohrzuckers in den Pflanzen, über seine physiologische Rolle und über lösliche Kohlenhydrate, die ihn begleiten. Zeitschr. physiol. Chem., Bd. 20, S. 511, 1895 und Bd. 27, S. 267, 1899.

ziemlich wenig voneinander ab. (Die Zahlen geben die bei der Analyse direkt gefundenen Kupfermengen):

	Vers. 1	Vers. 2	Vers. 3
Port. I . . .	137,2 mg Cu	176,2 mg Cu	151,0 mg Cu
Port. II . .	138,5 „ „	169,0 „ „	154,5 „ „

Um den Zuckergehalt der Kotyledonen oder Embryonen zu ermitteln[1]), wurde jede Versuchsportion mit 200 g 70proz. Alkohol unter Zusatz von 20 g Bariumkarbonat extrahiert. Diese Alkoholmenge reicht vollkommen aus, um die ganze Zuckermenge von 40 g zu extrahieren. 200 ccm 70proz. Alkohol vermögen nämlich bei Zimmertemperatur ca. 40 g Rohrzucker zu lösen, und 40 g Erbsenkotyledonen enthielten in meinen Versuchen höchstens 1—2 g Zucker. Nachdem die Pflanzenteile mit dem Alkohol übergossen waren, wurden die Kölbchen bei Zimmertemperatur mindestens 5—6 Tage hingestellt. Diese Zeit reicht, wie ich mich überzeugt habe, für die Extraktion vollkommen aus. Es wurden dann 150 g Alkohol abfiltriert, das Filtrat in der früher beschriebenen Weise eingeengt und mit Bleiacetat und Natriumsulfat gereinigt; schließlich wurde dann eine Lösung von 50 ccm gewonnen, von welcher Portionen à 10 ccm für die Zuckerbestimmungen verwendet wurden.

Die Menge der nicht reduzierenden Zuckerarten, die, wie später gezeigt werden soll, hauptsächlich von Rohrzucker gebildet werden, wurde vor und nach der Inversion teils mit Hilfe der Kupfermethode, teils durch Polarisation bestimmt.

Die Inversion der Zuckerlösung wurde mit Schwefelsäure unternommen. Zu 10 ccm wurden bei Versuchsportionen von 20 g 5 ccm $\frac{n}{10}$ H_2SO_4, bei Versuchsportionen von 40 g dagegen 10 ccm $\frac{n}{10}$ H_2SO_4 gegeben. In beiden Fällen wurde genau 30 Minuten im Wasserbade gekocht.

Die Bestimmung des Rohrzuckers mit Fehlingscher Lösung wurde nach der von Meißl-Allihn angegebenen gewichtsanalytischen Methode ausgeführt. 10 ccm wurden zu 25 ccm verdünnt und mit 60 ccm Fehlingscher Lösung + 60 ccm Wasser 2 Min. gekocht; das Kupferoxyd wurde in üblicher Weise auf einem Asbestfilter abfiltriert, reduziert und gewogen. Diese Methode gibt

1) Wegen der Methodik der Zuckerbestimmungen vgl. P. Boysen-Jensen, Über synthetische Vorgänge im pflanzlichen Organismus I. Bioch. Zeitschr., 1912, Bd. 40, S. 420.

ziemlich genaue Werte. Kontrollbestimmungen weichen nur um 1—2 mg Cu (= 0,5—1 mg Zucker) voneinander ab.

Andere 10 ccm, zu 25 ccm verdünnt, wurden bisweilen teils vor, teils nach der Inversion zu Polarisationsbestimmungen verwendet. Die Polarisationsbestimmungen wurden mit einem Laurentschen Halbschattenpolarimeter ausgeführt. Die Genauigkeit dieser Methode ist, da die Zuckerlösungen oft trotz Reinigung mit Tierkohle ziemlich stark gefärbt sind, bei weitem nicht so groß wie die der Kupfermethode. Die Polarisationsbestimmungen (als Mittelwert von 20 Einzelbestimmungen berechnet) dürften im allgemeinen mit einem mittleren Fehler von ca. $\pm 0{,}7'$ behaftet sein, und da die Menge des Rohrzuckers aus der Differenz zwischen den Drehungen vor und nach der Inversion berechnet wird, beträgt der mittlere Fehler an den Zuckerbestimmungen etwa $+ 1'$, was einer Rohrzuckermenge von $\pm 2{,}5$ mg entspricht. Die Resultate der Reduktionsbestimmungen und der Polarisationsbestimmungen, in beiden Fällen als Rohrzucker berechnet, stimmen nicht immer gut überein. Die Ursache ist, daß in dem alkoholischen Extrakt außer Rohrzucker auch andere invertierbare Zuckerarten und optisch aktive Verbindungen vorkommen, darunter auch einige, deren Drehung bei dem Kochen mit Schwefelsäure verändert wird. Dies geht daraus hervor, daß man in Pflanzenextrakten, die keine invertierbaren Zuckerarten enthalten, dennoch nach dem Inversionsprozeß bisweilen eine Drehungsänderung beobachten kann. Die Anwendung der Polarisationsmethode für Zuckerbestimmungen in Pflanzenextrakten ist somit nach meinen Erfahrungen ziemlich begrenzt. Doch lassen sich die Polarisationsbestimmungen vielfach als Kontrolle der Reduktionsbestimmungen verwenden.

III. Über die in den Erbsenkotyledonen vorkommenden Zuckerarten.

Wie schon oben erwähnt wurde, und wie aus allen unten angeführten Versuchen hervorgeht, finden sich in den Erbsenkotyledonen nur sehr kleine Mengen direkt reduzierender Zuckerarten. Das Vorkommen von Monosacchariden und von Maltose ist somit ausgeschlossen.

Von den invertierbaren Zuckerarten, die in Kotyledonen von ungekeimten und gekeimten Erbsen vorkommen, dürfte Rohrzucker die größte Rolle spielen. Schultze hat (a. a. O.) durch die Strontianfällungsmethode das Vorkommen von Rohrzucker in ungekeimten

Erbsen nachgewiesen. Daneben fand er aber in Kotyledonen von ungekeimten Erbsen mindestens eine andere invertierbare Zuckerart, bei deren Oxydation mit Salpetersäure Schleimsäure gebildet wird. Dieses Ergebnis habe ich bestätigen können.

50 g Erbsenmehl wurden mit 200 ccm Wasser in 24 Stunden extrahiert. Nach Reinigung des Filtrates mit Bleiacetat und Schwefelwasserstoff wurde die Flüssigkeit bei 60° stark eingeengt; zu der Restsubstanz wurden 60 ccm 25proz. Salpetersäure gegeben, und es wurde wieder stark eingeengt. Nach Filtrierung und Zusatz von Natriumkarbonat bis auf alkalische Reaktion wurde filtriert, das Filtrat aufs neue eingeengt und mit Salpetersäure angesäuert. Es wurde 0,150 g Schleimsäure gebildet.

In ungekeimten Erbsen dürften somit nicht ganz unbeträchtliche Mengen von schleimsäurebildenden Kohlehydraten vorhanden sein. Jedoch ist es möglich, daß diese nur teilweise von 70proz. Alkohol gelöst werden.

Auch die Samen von *Phaseolus multiflorus* enthalten nach Schulze ein schleimsäurebildendes Kohlehydrat, das aber bei der Keimung verschwindet oder jedenfalls nicht nachgewiesen werden konnte. In derselben Weise geht es auch mit dem schleimsäurebildenden Kohlehydrat bei *Pisum*. Aus 100 g Erbsenkotyledonen von 8 Tage alten Erbsenkeimpflanzen konnte ich keine Schleimsäure darstellen.

Dieses Ergebnis deutet daraufhin, daß das schleimsäurebildende Kohlehydrat bei der Keimung entweder ganz verschwindet oder jedenfalls stark vermindert wird, und daß somit die invertierbare Zuckerart in Kotyledonen von gekeimten Erbsen ziemlich reiner Rohrzucker sein dürfte. In den folgenden Versuchen ist daher die invertierbare Zuckerart kurzweg als Rohrzucker bezeichnet und berechnet; der Fehler, der möglicherweise hierbei begangen wird, dürfte kaum die Beurteilung der Versuchsergebnisse beeinflussen können.

IV. Vorkommen und Bedeutung des Rohrzuckers bei der Keimung von *Pisum sativum*.

Das Vorkommen von Rohrzucker in ungekeimten Erbsen. Die Rohrzuckerkonzentration dürfte wohl bei den verschiedenen Erbsenvarietäten ziemlich variabel sein. Bei einer von mir benutzten Varietät habe ich folgende Mengen gefunden:

Versuch 1. 20 g lufttrockenes Erbsenmehl wurden in der üblichen Weise mit 200 ccm 70proz. Alkohol extrahiert.

Reduktionsbestimmung.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0,3 mg Cu | pro 20 g Erbsenmehl 0,276 g Rohrz.
" " nach " 50,3 " " | pro 100 g 1,39 g Rohrzucker.

Polarisationsbestimmung.

Ohne Inversion. Drehung + 39,1′
Nach " " + 28,1′
Diff. 11,0′ entsprechend 1,45 g Rohrz. pro 100 g Erbsenmehl

Versuch 2. 100 g lufttrockenes Erbsenmehl wurden mit 300 ccm 70proz. Alkohol extrahiert. Nach der Extraktion wurden 275 g abfiltriert. Das Filtrat wurde eingeengt und in der üblichen Weise mit Bleiacetat und Natriumsulfat gereinigt. Vom Schlußfiltrat wurden 5 ccm für die Rohrzuckerbestimmungen verwendet.

Reduktionsbestimmung.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 11,5 mg Cu
" " nach " 148 " " | pro 100 g Erbsenmehl 1,32 g Rohrz.

Polarisationsbestimmung.

Ohne Inversion. Drehung + 1° 35,4′
Nach " " + 1° 10,1′
Diff. 25,3′ entsprechend 1,19 g Rohrz. pro 100 g Erbsenmehl.

Es geht aus diesen Bestimmungen hervor, daß lufttrockenes Erbsenmehl ca. 1,3% an nicht reduzierenden Zuckerarten enthält. Wie schon gesagt, wird diese Zuckermenge nur teilweise von Rohrzucker gebildet, was auch daraus hervorgeht, daß die Ergebnisse der Reduktions- und Polarisationsbestimmungen, besonders in Vers. 2, sich nicht ganz decken. Weiter bemerkt man, daß optisch aktive Substanzen in ziemlich großer Menge in den ungekeimten Erbsen vorhanden sind. Selbst nach der Inversion wird der Polarisationsplan noch stark nach rechts gedreht.

Das Verhalten des Rohrzuckers in der ersten Keimungsperiode. Der in den ungekeimten Erbsen vorhandene Rohrzucker

ist in derselben Weise wie die Stärke vorwiegend als Reservenahrung zu betrachten. Wie aus den folgenden Versuchen hervorgeht, wird nämlich die Menge des Rohrzuckers in den Kotyledonen in der ersten Keimungsperiode vermindert.

Versuch 3. Kotyledonen von 3 Tage alten Erbsenkeimpflanzen, Wurzellänge 0,5—1 cm. Portionen à 20 g.

Portion I. Kontrolle.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0 mg Cu
„ „ nach „ 50,5 „ „ 280 mg Rohrzucker

Portion II. Nach 48 Stunden in atmosphärischer Luft.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0 mg Cu
„ „ nach „ 40,2 „ „ 223 mg Rohrzucker.

Versuch 4. Kotyledonen von 5 Tage alten Erbsenkeimpflanzen, Wurzellänge 3—4 cm. Portionen à 20 g.

Portion I. Kontrolle.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0 mg Cu
„ „ nach „ 32,0 „ „ 178 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 48 Stunden in atmosphärischer Luft.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0,5 mg Cu
„ „ nach „ 24,5 „ „ 133 mg Rohrzucker.

Aus den Versuchen 3—4 geht hervor, daß während der ersten Keimungsperiode die Menge des Rohrzuckers sowohl in den abgetrennten wie auch in den festsitzenden Kotyledonen fortwährend vermindert wird.

Das Verhalten des Rohrzuckers in den späteren Keimungsstadien. Die Dauer der oben erwähnten ersten Keimungsperiode, während welcher eine Verminderung der Rohrzuckermenge in den Kotyledonen stattfindet, dürfte wahrscheinlich bei den verschiedenen Erbsenvarietäten sehr variabel sein; bei den von mir benutzten Erbsen dürfte diese Periode etwa 5—6 Tage dauern. Indessen verschwindet der Rohrzucker in den Kotyledonen nicht ganz, und in den späteren Keimungsstadien kann eine Vermehrung des Rohrzuckers in den Kotyledonen eintreten. Dieser Rohrzucker muß auf Kosten der in den Kotyledonen vorhandenen Stärke gebildet sein. Die Bedeutung dieser Rohrzuckerbildung ist wahrscheinlich die, daß die Stärke in Rohrzucker verwandelt wird,

um als solcher von den Kotyledonen in die Embryonen zu wandern. Der in den späteren Keimungsstadien in den Kotyledonen vorhandene Rohrzucker ist somit nicht als Reservenahrung, sondern als Wanderform der Stärke zu betrachten. Die Richtigkeit dieser Anschauung geht aus verschiedenen Tatsachen hervor.

1. Wenn der in den Kotyledonen vorhandene Rohrzucker ein Wanderstoff sein soll, so muß (falls nicht eine Sekretion stattfindet) die Konzentration des Rohrzuckers in den Kotyledonen größer sein als in den Embryonen. Daß diese für die Diffusionsvorgänge allgemein gültige Regel auch bei der Translokation der Reservenahrung maßgebend ist, geht aus den Untersuchungen von Hansteen[1]) hervor. Dieser Forscher konnte nämlich zeigen, daß die Entleerung der auf Gipssäulchen befestigten Kotyledonen und Endosperme stark gehemmt wurde, wenn die Gipssäulchen in einer minimalen Wassermenge standen, indem dadurch das Konzentrationsgefälle bald aufgehoben wird.

Die Frage ist nun, wie man den Rohrzuckergehalt der Kotyledonen und der Embryonen vergleichen soll, da diese Organe einen höchst verschiedenen Wassergehalt besitzen. Die Menge des Rohrzuckers in Prozenten der Trockensubstanz anzugeben, hat keinen Sinn, da bei der Diffusion nur Lösungskonzentrationen eine Rolle spielen. Ich habe daher vorgezogen, die Rohrzuckermenge der Kotyledonen und der Embryonen in Prozenten des Wassergehaltes der genannten Organe auszudrücken.

Versuch 5. Benutzt wurden Erbsenkeimpflanzen mit einer Wurzellänge von 4—5 cm.

Kotyledonen, Portionen à 20 g, Wassergehalt 11,4 g.

Portion I.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	0,6 mg Cu	355 mg Rohrzucker
„ „ nach „	64,4 „ „	pro 20 g Wasser
		623 mg Rohrz.

Portion II.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	1,4 mg Cu	364 mg Rohrzucker
„ „ nach „	63,8 „ „	pro 20 g Wasser
		638 mg Rohrz.

1) Hansteen, Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Flora, Bd. 79, 1894, S. 419.

Embryonen, Gewicht 9,8 g, Wassergehalt 8,6 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 3,1 mg Cu	76 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 16,7 „ „	pro 20 g Wasser
	174 mg Rohrz.

Versuch 6.

Kotyledonen, Gewicht 20 g, Wassergehalt 10,3 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,8 mg Cu	369 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 68,3 „ „	pro 20 g Wasser
	715 mg Rohrz.

Embryonen, Gewicht 4,5 g, Wassergehalt 3,88 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 3,3 mg Cu	26,6 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 8,1 „ „	pro 20 g Wasser
	137 mg Rohrz.

Versuch 7. Benutzt wurden 8 Tage alte Erbsenkeimpflanzen mit einer Wurzellänge von 7—8 cm.

Kotyledonen, Gewicht 20 g, Wassergehalt 10,2 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0,5 mg Cu	78 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 14,5 „ „	pro 20 g Wasser
	153 mg Rohrz.

Embryonen, Gewicht 16,8 g, Wassergehalt 14,2 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 32,5 mg Cu	65 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 44,0 „ „	pro 20 g Wasser
	92 mg Rohrzucker

Versuch 8 wurde mit 14 Tage alten Erbsenkeimpflanzen angestellt.

Kotyledonen, Gewicht 20 g, Wassergehalt 10,5 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0 mg Cu	209 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 37,6 „ „	pro 20 g Wasser
	398 mg Rohrz.

Embryonen, Gewicht 12 g, Wassergehalt 10,0 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 28,2 mg Cu	42 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 35,8 „ „	pro 20 g Wasser
	84 mg Rohrz.

Versuch 9. Benutzt wurden 10 Tage alte Erbsenkeimpflanzen.

Kotyledonen, Gewicht 40 g, Wassergehalt 22,1 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,0 mg Cu	410 mg Rohrzucker
„ „ nach „ 70,0 „ „	pro 40 g Wasser
	741 mg Rohrz.

Embryonen. Gewicht 13 g, Wassergehalt 11,0 g.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	12,6 mg Cu	53 mg Rohrzucker
„ „ nach „	21,5 „ „	pro 40 g Wasser
		193 mg Rohrz.

Aus den Versuchen 5—9 geht hervor, daß die Konzentration der nicht reduzierenden Zuckerarten bezw. des Rohrzuckers, in Prozenten des Wassergehaltes berechnet, in den Kotyledonen größer ist als in den Embryonen. Die Konzentration der direkt reduzierenden Zuckerarten scheint dagegen am größten in den Embryonen zu sein. Nach den Diffusionsgesetzen muß daher eine Wanderung des Rohrzuckers von den Kotyledonen in die Embryonen stattfinden.

2. Wenn der in den Kotyledonen vorhandene Rohrzucker ein Wanderstoff sein soll, so muß man erwarten, daß in den Kotyledonen fortwährend eine Rohrzuckerbildung stattfindet. Diese läßt sich nachweisen, wenn man die Kotyledonen von den Embryonen trennt, indem dadurch die Auswanderung des Rohrzuckers aus den Kotyledonen sistiert wird. (Es ist dieses also gerade das Umgekehrte von dem, was in der ersten Keimungsperiode, als der Rohrzucker Reservenahrung ist, stattfindet.)

Versuch 10. Von den von den Embryonen abgetrennten Kotyledonen wurden Portionen à 20 g gebildet. Diese wurden in atmosphärischer Luft gestellt. Mit passenden Zwischenräumen wurde eine Portion mit Alkohol extrahiert.

Portion I. Nach 24 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	0 mg Cu	
„ „ nach „	40,6 „ „	226 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 72 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	0 mg Cu	
„ „ nach „	70,0 „ „	388 mg Rohrzucker.

Portion III. Nach 168 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	0 mg Cu	
„ „ nach „	69,2 „ „	384 mg Rohrzucker.

Portion IV. Nach 288 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion	0 mg Cu	
„ „ nach „	113,3 „ „	628 mg Rohrzucker.

Versuch 11 wurde in derselben Weise wie Versuch 10 angestellt.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0,2 mg Cu
„ „ nach „ 67,8 „ „ | 375 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 96 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 2,0 mg Cu
„ „ nach „ 94,5 „ „ | 513 mg Rohrzucker.

Portion III. Nach 312 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0 mg Cu
„ „ nach „ 105,5 „ „ | 584 mg Rohrzucker.

Versuch 12. Benutzt wurden 8 Tage alte Erbsenkeimpflanzen, Wurzellänge 7—8 cm. Methodik wie in Versuch 10—11. Dieser Versuch ist als Fortsetzung der Versuche 3—4 zu betrachten. Portionen à 20 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0,5 mg Cu
„ „ nach „ 14,5 „ „ | 78 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 48 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0.8 mg Cu
„ „ nach „ 25,0 „ „ | 134 mg Rohrzucker.

Portion III. Gleichfalls nach 48 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,5 mg Cu
„ „ nach „ 22,5 „ „ 117 mg Rohrzucker.

Versuch 13. Die benutzten Erbsenkeimpflanzen waren 11 Tage alt, Portionen à 20 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,2 mg Cu
„ „ nach „ 22,5 „ „ 118 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 48 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,5 mg Cu
„ „ nach „ 32,0 „ „ | 169 mg Rohrzucker.

Portion III. Nach 120 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,0 mg Cu
„ „ nach „ 51,1 „ „ | 277 mg Rohrzucker.

Versuch 14. Die benutzten Keimpflanzen waren 10 Tage alt, Portionen à 20 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Reduktionsbestimmung.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,0 mg Cu
„ „ nach „ 35,5 „ „ | 192 mg Rohrzucker.

Polarisationsbestimmung.

Ohne Inversion. Drehung + 10,4′
Nach „ „ + 2,7′
Diff. 7,7′ entsprechend 213 mg Rohrz.

Portion II. Nach 96 Stunden extrahiert.

Reduktionsbestimmung.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 0,8 mg Cu
„ „ nach „ 60,0 „ „ | 330 mg Rohrzucker.

Polarisationsbestimmung.

Ohne Inversion. Drehung + 12,3′
Nach „ „ 0
Diff. 12,3′ entsprechend 336 mg Rohrz.

Versuch 14. Die benutzten Erbsenkeimpflanzen waren 10 Tage alt, Portionen à 40 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Reduktionsbestimmung.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,0 mg Cu
„ „ nach „ 70,0 „ „ | 383 mg Rohrzucker.

Polarisationsbestimmung.

Ohne Inversion. Drehung + 24,3′
Nach „ „ + 7,8′
Diff. 16,5′ entsprechend 448 mg Rohrz.

Portion II. Nach 192 Stunden extrahiert.

Reduktionsbestimmung.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,0 mg Cu
„ „ nach „ 114,0 „ „ | 628 mg Rohrzucker.

Polarisationsbestimmung.

Ohne Inversion. Drehung + 25,9′
„ „ „ + 4,2′
Diff. 21,7′ entsprechend 581 mg Rohrz.

Also: wenn man bei älteren Erbsenkeimpflanzen die Kotyledonen von den Embryonen trennt, so findet, wie es aus den Versuchen 10—14 hervorgeht, eine Vermehrung des Rohrzuckers in den Kotyledonen statt.

Wenn die in den Kotyledonen vorhandene Stärke als Rohrzucker in die Embryonen transportiert wird, so muß man erwarten, daß dort ein ständiger Verbrauch von Rohrzucker stattfindet. Wenn daher die Zufuhr von Rohrzucker durch Abtrennung der Kotyledonen sistiert wird, muß man erwarten, daß der Verbrauch des Rohrzuckers eine Verminderung der Rohrzuckerkonzentration in den Embryonen verursacht.

Versuch 15. Benutzt wurden 2 Portionen Embryonen à 5 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 4,6 mg Cu
" " nach " 20,2 " " | 87 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 24 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,5 mg Cu
" " nach " 3,5 " " | 11,1 mg Rohrzucker.

Versuch 16. 2 Portionen Embryonen à 12 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 28,2 mg Cu
" " nach " 35,8 " " | 42 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 48 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 3,0 mg Cu
" " nach " 4,8 " " | 10 mg Rohrzucker.

Versuch 17. 2 Portionen Embryonen à 13 g.

Portion I wurde sofort extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 12,6 mg Cu
" " nach " 21,5 " " | 49,5 mg Rohrzucker.

Portion II. Nach 48 Stunden extrahiert.

Fehlingsche Lösung ohne Inversion 1,0 mg Cu
" " nach " 1,5 " " | 2,8 mg Rohrzucker.

Aus den Versuchen 15—17 geht hervor, daß der in den Embryonen vorhandene Rohrzucker bei Abtrennung der Kotyledonen schnell vermindert wird. Die Embryonen verhalten sich also den Kotyledonen gegenüber ganz entgegengesetzt.

3. Die Richtigkeit der oben erwähnten Anschauung, daß der in den Kotyledonen vorhandene Rohrzucker als Wanderform der Stärke zu betrachten ist, wird auch dadurch erwiesen, daß nur sehr kleine Mengen von direkt reduzierenden Zuckerarten in den Kotyledonen vorhanden sind. Dieses geht aus allen angestellten Versuchen hervor. Die Konzentration der direkt reduzierenden Zuckerarten überschreitet kaum 0,5 % des Wassergehaltes in den Kotyledonen. Diese Menge ist so gering, daß sie als Wanderstoffe kaum in Betracht kommen können, um so mehr als die Konzentration der direkt reduzierenden Zuckerarten, wie es aus den Versuchen 5—9 hervorgeht, in den Embryonen wahrscheinlich größer ist als in den Kotyledonen.

V. Schluß.

Fassen wir das Ergebnis der angestellten Versuche zusammen[1]), so ergibt sich, daß man bei der Keimung der Erbse, jedenfalls bei einigen Varietäten, zwei Stadien unterscheiden kann.

Im ersten Keimungsstadium wird der in den ungekeimten Erbsen vorhandene Rohrzucker teilweise verbraucht, teils für Wachstum, teils für Respiration. In abgetrennten Kotyledonen findet eine Rohrzuckerverminderung statt.

Im zweiten Keimungsstadium ist der in den Kotyledonen vorhandene Rohrzucker als Wanderform der Stärke zu betrachten. Dies geht aus dem Folgenden hervor: 1. Die Rohrzuckerkonzentration ist größer in den Kotyledonen als in den Embryonen. 2. In abgetrennten Kotyledonen findet eine Rohrzuckervermehrung statt, in abgetrennten Embryonen dagegen eine Rohrzuckerverminderung. 3. Es finden sich in den Kotyledonen nur unbedeutende Mengen direkt reduzierender Zuckerarten.

Über die Bildungsweise des Rohrzuckers besagen die angestellten Versuche nichts. Immerhin erscheint mir aber eine Rohrzuckerbildung aus Maltose recht unwahrscheinlich[2]), und es bleibt

---

1) Über die Bedeutung des Rohrzuckers vgl. auch Schulze u. Frankfurt, Zeitschr. physiol. Chem., 20, S. 544, 1895.

2) Brown and Morris (a. a. O. S. 518) haben doch gezeigt, daß Gerstenembryonen aus Maltose, dagegen nicht aus Dextrose Rohrzucker bilden können, was für eine direkte Umbildung von Maltose in Rohrzucker spricht. Nach Grüss (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 19, S. 17. 1898) aber können Gerstenembryonen auch aus Dextrose Rohrzucker bilden.

daher wohl nur die Annahme übrig, daß die Stärke zu Monosacchariden hydrolysiert wird, und daß diese dann wieder zu Saccharose synthetisiert werden.

Es ist nun von Interesse einige Versuche anderer Forscher über Stoffwanderung zum Vergleich heranzuziehen. In den ausgezeichneten Versuchen von Puriewitsch[3]) über die Entleerung von abgetrennten Reservestoffbehältern finden sich auch quantitative Experimente über die Natur und die Menge der Entleerungsprodukte. Es zeigte sich dabei, daß neben direkt reduzierenden Zuckerarten auch eine größere oder kleinere Menge von invertierbarem Zucker nachgewiesen werden konnte. Als Versuchsobjekte dienten *Zea Mays*, *Phaseolus multiflorus*, *Dahlia variabilis* und *Beta vulgaris*, mit *Pisum sativum* wurden keine quantitative Versuche angestellt. Es deuten diese Versuchsergebnisse darauf hin, daß auch bei anderen Pflanzenarten als *Pisum* invertierbare Zuckerarten als Wanderstoffe in Betracht kommen.

Wie oben erwähnt wurde, haben Brown und Morris gefunden, daß die Saccharosebildung bei der Keimung der Gerste fast ausschließlich auf die Keime beschränkt ist. Die Endosperme enthalten dagegen Maltose in reichlicher Menge. Die Verfasser schließen daher, „that transformed starch is absorbed from the endosperm by the columnar epithelium of the embryo in the form of maltose, and that this maltose by the more or less complicated metabolic processes of the living cells of the embryo is rapidly converted into cane-sugar“. Übrigens geben die Verfasser zu, daß die Kohlehydrate bei den Gramineen hauptsächlich als Saccharose oder als deren Inversionsprodukte wandern.

Über den Kohlehydratstoffwechsel von *Beta vulgaris* hat Ruhland[1]) Versuche angestellt. Er findet, daß der Zucker nicht als Rohrzucker, sondern als Invertzucker der Wurzel zugeführt wird. In der zweiten Vegetationsperiode dagegen wandert der

---

Es bleibt daher die Möglichkeit übrig, daß in den Versuchen von Brown and Morris eine Hydrolyse der Maltose zu Monosacchariden stattgefunden hat, und daß der Rohrzucker aus diesen gebildet ist.

3) Puriewitsch, Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Pringsheims Jahrb., 31, S. 1, 1897.

1) Ruhland, Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris*. Pringsheims Jahrb., 50, S. 200, 1911.

Zucker innerhalb der Wurzel als Rohrzucker und wird erst beim Eintritt in die Blätter gespalten.

Aus alledem geht hervor, daß vermutlich sowohl Mono- wie Disaccharide als Wanderformen der Stärke auftreten können. Ob die eine oder die andere dieser Verbindungen als Wanderstoff verwendet wird, wird durch die spezifischen Eigenschaften des betreffenden Pflanzenteiles bestimmt.

Über das Saftsteigen.

Von

E. B. Copeland, Los Baños.

Mit 1 Textfigur.

„Le phenomène de l'ascension de la sève est resté jusqu'à nos jours sans aucune explication plausible", schrieb Dutrochet in 1837. 36 Jahre früher machte Knight eine ähnliche Behauptung; und jetzt trifft sie immer noch zu.

Im Jahre 1902 veröffentlichte ich eine ziemlich erschöpfende Kritik der früheren Arbeiten und suchte alle wichtigeren Tatsachen sowie die Argumente für und gegen jede Theorie zusammenzustellen. Meine Absicht war weniger eine vollkommene mechanische Aufklärung des Saftsteigens zu geben oder zu verteidigen, als im Lichte alles bisher Entdeckten und Vorgestellten die Richtung, in welcher die Erklärung gesucht werden müßte, festzustellen. Betreffs dieser Richtung kam ich zu folgendem Schlusse: — (S. 269).

> Of the various theories on the ascent of the sap we have found no other to have so much in its favor, logically and empirically, as that which says the ultimate cause of the upward movement of water in the wood to replace the loss by transpiration is the pressure of the atmosphere against the water absorbed by the roots. To the sufficiency of this theory it is objected that at most the atmospheric pressure can push water up only 10 m; and this objection is not refuted, but rather better applied, when it is pointed out that the downward pressure of water actually occurring in transpiring trees of whatever height is never such that one atmosphere cannot overcome it. The kernel of the whole problem is, why is this atmospheric

pressure exhausted so slowly with the ascent of the tree that, whatever height is reached, and however rapidly and forcibly water may be drown from the wood, some pressure always remains?

Die Behauptung, daß der in transpirierenden Räumen wirklich vorkommende Druck, bezw. die Tension, niemals den atmosphärischen übersteigt, war zum Teil auf manometrischen Beobachtungen gegründet, gegen welche vielerseits Mißtrauen geäußert worden ist. Von den verschiedenen Bedenken scheint mir nur eins wichtig. Dieses besteht darin, daß ein Manometer, in einem Bohrloche eines Baumes angebracht, die kleinste Abweichung des atmospärischen Druckes, welche irgendwo an der Peripherie des Loches vorkommt, anzeigen muß. Obgleich viel kleinere Drucke in den geschnittenen Gefäßen vorhanden sein können, so können sie entweder gar nicht, oder wenigstens nicht früher, als bis die größeren Drucke ausgeglichen werden, zum Ausdruck kommen. Jetzt bin ich imstande über manometrische Beobachtungen zu berichten, gegen welche dieses Bedenken sein Gewicht vollständig verliert.

In meiner früheren Arbeit dachte ich über die Kohäsionstheorie folgenderweise wegzukommen: — (S. 193).

> It is applicable only in explaining the transmission of negative tensions: but negative tensions do not occur, nor do the positive tensions present approach zero: the movement of water is prevented by artificially removing the normal positive tensions: if negative tensions could arise they would be immediately released as a result of the movement of the water and the agitation of the trees: more than an insignificant negative tension is impossible in the presence of free gas or a vacuum, as the only bar to the enlargement of the bubble is its surface tension, and this decreases with the pressure; when the tension is low and transpiration is active, there are bubbles in all water conducting elements.

Damals glaubte ich auch, daß die Theorie, nach welcher lebende Zellen an dem Saftsteigen aktiv und unmittelbar beteiligt seien, durch Strasburgers berühmte Versuche endgültig widerlegt worden war.

Indessen sind die Arbeiten, die während der letzten Dekade in ansehnlicher Zahl über diese Frage erschienen sind, fast alle in der Annahme durchgeführt worden, daß von diesen zwei Theorien, — der Kohäsionstheorie und der vitalistischen Theorie —,

entweder die eine oder die andere richtig ist und richtig sein muß. In der Mehrzahl dieser Arbeiten findet man ebensoviel Eifer für die Zerstörung anderer Theorien, wie für die Bekräftigung der Theorie, welcher die Abhandlung gewidmet ist. Auf diese Weise hat sich jede Veröffentlichung auf diesem Gebiete in eine Art Krieg zwischen beiden Theorien entwickelt; und in diesem Kriege sind beide Parteien im Angriff glücklicher als in der Verteidigung gewesen.

Die vitalistische Theorie ist hauptsächlich von Ursprung und seinen Mitarbeitern unterstützt worden. Das besondere Ergebnis ihrer Arbeit ist der wiederholte Beweis der schon bekannten Tatsache, daß die Wasserbewegung mehr oder weniger unmittelbar erschwert wird, wenn ein Teil eines Stammes getötet wird. Spätere Anhänger dieser Theorie sind: — Overton, welcher zeigte, daß in *Cyperus* gefäßverstopfende Substanzen häufig zu sehen sind: Dixon, der die recht häufig vorkommende Bildung giftiger Substanzen als Erfolg des Tötens nachwies; dann Ursprung selbst, und nach ihm wieder Overton, welche beide keine Erschwerung, sondern eine Erleichterung der Bewegung beobachteten, wenn der Tod durch Gebrauch gewisser Gifte, wie Sublimat und Pikrinsäure, verursacht wurde. Mit diesen Forschern sind auch Jost und Renner, ihrer kritischen oder experimentalen Mitteilungen halber, zu nennen. Schwendener, in seiner letzten Äußerung über die Frage, betont die Notwendigkeit irgendwelcher vitalistischer Aktivität, ohne jedoch andere Gründe als die Unzulänglichkeit rein physikalischer Erklärungen vorzuführen. Auch Janse, durch seine früheren Arbeiten auf demselben Gebiet wohl bekannt, nimmt sie wieder auf, unterstützt die allgemeine vitalistische Theorie, und stellt ein Schema auf, wonach die Wasserbewegung eine Funktion der strömenden oder rotierenden Protoplasmabewegung ist, und die notwendige Energie von der Atmung geliefert wird.

Jede solche Theorie, mag sie noch so sinnreich und kühn verfaßt worden sein, darf als wesentlich unnötig zur Seite gestellt werden wegen der einen Tatsache, daß die Wasserhebung in Geweben, wo das Vorhandensein lebender Zellen unmöglich ist, immer noch eine gewisse Zeit dauern und unbestimmte Höhen erreichen kann. Es ist wiederholt gezeigt worden, daß Substanzen wie z. B. Pikrinsäure und Kupfervitriol in ansehnlicher Konzentration zu unbestimmten Höhen steigen können. Es ist sicher-

lich eine gerechtfertigte Annahme, daß, wo diese gelösten Substanzen steigen. das Wasser, welches sie in Lösung hält, auch steigen muß. Ferner wird allgemein anerkannt, daß das Vorhandensein dieser Gifte den Zellen tötlich ist.

Ewart, der wie Schwendener sich der vitalistischen Theorie zuwendete, weil ihm alle anderen Theorien unzureichend schienen, begnügt sich damit, das Saftsteigen für „A vital problem insofar as it depends upon conditions which hitherto can only be maintained in living wood“ zu halten. Soweit dürfen wir auch alle ihm beistimmen. Ursprung hat sich immer als ein redlicher Verteidiger bewiesen, und gesteht stets die Unvollkommenheit seiner Theorie ein.

Dixon ist der hervorragendste der Verteidiger der Kohäsionstheorie. Er wird von Renner und anderen enthusiastisch unterstützt. Die Argumente für diese Theorie bleiben immer noch fast ausschließlich die schon vor zwei Jahrzehnten vorgeführten; diese habe ich schon in meiner früheren Arbeit hinreichend besprochen. Die wichtigsten Einwände gegen diese Theorie sind nicht allein nicht widerlegt worden. sondern auch gewöhnlich sogar stillschweigend umgangen. Daß eine Wassersäule unter Tension brechen wird, wenn sie gelöste Luft einschließt und Stößen ausgesetzt wird. ist doch heute noch eben so wahr wie es jemals war. Dazu wurde neuerdings von Ursprung gezeigt, daß ein Apparat, der für die Demonstration der Kohäsionskraft von reinem Wasser speziell und vortrefflich geeignet ist, ausnahmslos die Abwesenheit der Kohäsion beweist, wenn Pflanzensäfte die Stelle des Wassers vertreten, — auch wenn alle Stöße vermieden werden.

Trotz der schematischen Bilder in einigen Abhandlungen steht es fest, daß in den Geweben, die den Transpirationsstrom führen, Luftblasen vorhanden sind. und daß diese Blasen desto zahlreicher auftreten, je tätiger die Transpiration ist. Daß jedes einzelne Gefäß Blasen enthält, ist freilich nicht bewiesen worden; eben so wenig daß jedes Gefäß an der Stromleitung teilnimmt. Ich selbst bin davon überzeugt, daß Blasen in allen leitenden Gefäßen vorkommen, wenn die Transpiration sehr aktiv gewesen ist. Bei direkter Beobachtung habe ich Blasen in einem so großen Teil der sichtbaren Gefäße gefunden, daß ich an ihrem Vorhandensein irgendwo in allen anderen Gefäßen nicht wohl zweifeln konnte.

Nicht allein die empirisch gefundenen Tatsachen sprechen gegen die Kohäsionstheorie, sondern es scheinen mir Dixons Folgerungen auch vom physikalischen Standpunkt betrachtet nicht einwandfrei. Wie Ursprung hingewiesen hat, ist Dixon zu der Annahme außerordentlicher Verschiedenheiten in der Kohäsion des Wassers in benachbarten Tracheiden gezwungen.

Eine noch merkwürdigere, in Dixons Beweisführung eingeschlossene Annahme ist die, daß die Luft sich am liebsten in denjenigen Gefäßen, in welchen der Druck am größten ist, in Blasenform ausscheidet: daß sie in einem Gefäß, einer negativen Spannung von mehreren Atmosphären ausgesetzt, gelöst bleibt, während sie in dem nächststehenden unter einem leicht meßbaren positiven Drucke frei heraustritt. Außerhalb dieser Gefäße zeigt das Verhalten gelöster Gase doch genau das Gegenteil. Auch in dem einzelnen Gefäß verhalten sich die gelösten Gase den allgemeinen Regeln konform: bei vermindertem Drucke treten die Blasen hervor. Daß in zwei benachbarten Gefäßen ganz entgegengesetzte Regeln herrschen, ist doch fast unglaublich.

Renner, Ewart und andere Forscher haben mehrere Beobachtungen vorgeführt, die beweisen sollen, daß die Wasserhebung, mit der Geschwindigkeit, die während rascher Transpiration vorkommen muss, einem Widerstand begegnet, für dessen Überwindung ein Druck, bezw. ein Zug, von einer Größe von mehreren Atmosphären notwendig ist. Meine eigenen Beobachtungen, die in der folgenden Abteilung erwähnt werden sollen, führen eher zu einem anderen Schlusse. Indessen habe ich die Versuche Ewarts und Renners nicht wiederholt und halte es deshalb nicht für angebracht, dieselben zu diskutieren. Soweit diese Versuche irgendwie für die Frage nach der Mechanik der Wasserleitung anwendbar sind, können sie die Kohäsionstheorie nur durch die sehr schwache Beweisführung unterstützen, daß sie die Notwendigkeit ungeheuer großer Züge beweisen sollen. Da es unmöglich geblieben ist, die Existenz irgendwelchen Zuges in transpirierenden Pflanzen direkt zu beweisen, und da die Bedingungen einen solchen Zug unmöglich erscheinen lassen, so fühle ich mich genötigt, die Schlußfolgerung, daß ein Zug vorkommen muß, nicht anzuerkennen.

Es ist keinem Verteidiger der Kohäsionshypothese gelungen, die wiederholt bewiesene Tatsache, daß die Wasserbewegung aufhört, wenn der wirklich tätige Druck irgendwie bis in die Nähe des

Nullpunktes vermindert wird, zu beseitigen. Zum Beweis dieser Bewegungsbedingung hat Ursprung neuere Beobachtungen vorgeführt. Solange diese Tatsache ihre Kraft bewährt, ist die Kohäsionstheorie nur eine geistreiche Erklärung, die sich auf nicht nachweisbare Vorgänge in den Pflanzen stützt.

Im folgenden ist der experimentelle Beweis für die Tatsache geliefert, daß der hydrostatische Druck, welcher von dem Wasser in den leitenden Geweben eines Lianenstammstückes ausgeübt wird, geringer ist als der einer gleichhohen Wassersäule in einer Glasröhre. Daß dies wahr ist, schien mir aus verschiedenen älteren Versuchsergebnissen zu folgen. Eben diese Tatsache empfahl ich der Aufmerksamkeit, als eine Aufgabe, deren Aufklärung für die lang gesuchte Theorie des Saftsteigens am meisten hoffen ließ. Ich will damit behaupten. daß die folgenden Versuche hierfür die Kraft eines unumgänglichen Beweises haben.

Die Versuchseinrichtung ist sehr einfach. Ich brachte zwei Teile der Saftleitungsbahn durch eine mit Wasser gefüllte Glasröhre in Verbindung. und beobachtete dann die Bewegung der Bewegungstendenz des Wassers in der Röhre. Die bekannte Schwierigkeit. sicher zu sein, daß dieselben Leitungsbahnen beidemal getroffen waren, überwand ich, indem ich das ganze Leitungssystem durchschnitt. Dies ist offenbar sehr leicht erzielt, wenn man mit schlanken Lianen arbeitet. Wir haben hier viele vortreffliche Versuchsobjekte: ich arbeitete mit *Calamus mollis* Blanco, *Merremia vitifolia* Hall. f., *Pericampylus incanus* Miers, *Tinospora reticulata* Miers und *Cissus sp.*

Bei *Calamus* bietet die leichte Luftbewegung im Parenchym eine gewisse Schwierigkeit dar: doch fließt das Wasser in den Gefäßen so äußerst leicht, daß es auch hier möglich war trotz der erwähnten Schwierigkeit, die erwarteten Resultate wenigstens qualitativ zu erzielen. Die bequemste Versuchspflanze, wenn allzu große Stammlängen nicht notwendig sind, ist *Merremia*, weil der reiche Milchsaft die Intercellularen in der Rinde gegen eine mögliche Luftbewegung verstopft. An anderen Versuchsobjekten wurden die Stämme entrindet. Zum bequemen luftdichten Verschluß aller Verbindungen diente mir das „tire paste" des Radfahrers.

Gewählt wurden Lianen von einer solchen Größe, daß sie sich bequem und fest durch die Löcher in einen Gummistopfen einsetzen ließen. Der Stamm wurde unter Wasser dem Boden

nahe abgeschnitten, und das Ende des oberen Teils wurde durch einen Gummistopfen gesetzt. In ein zweites Loch in demselben Stopfen wurde eine kurze Glasröhre eingesetzt, die eventuell die Wasseraufnahme aus einer Bürette ermöglichte. Der Stopfen wurde in das eine Ende einer kurzen etwa 2,5 cm weiten Glasröhre gesetzt, die ich von nun an als die „untere Röhre“ bezeichnen werde. Im anderen Ende derselben fand sich ein Gummistopfen, durch welchen eine lange enge Glasröhre eingesteckt wurde. An einem bequemen höheren Punkte wurde der Stamm wieder mit denselben Vorsichtsmaßregeln abgeschnitten. Die beiden freien Enden wurden durch die zwei Löcher eines Gummistöpsels gesteckt, und dieser Stopfen wurde in eine zweite kurze und weite Röhre, die „obere Röhre“, eingesetzt. Im anderen Ende dieser Röhre war ein mit zwei Löchern versehener Gummistopfen. Das eine Loch diente zum Entziehen eventuell eintretender Luft: das andere führte eine lange enge Glasröhre. Die beiden erwähnten langen und engen Röhren tauchten in eine dicht verschlossene Quecksilber enthaltende Flasche ein.

Der obere Teil der Pflanze, mit der ganzen Belaubung, zog sein Wasser aus der oberen Röhre. Wenn der abgeschnittene Stammteil horizontal gestellt wurde, diente die beschriebene Versuchseinrichtung vortrefflich zum Messen des im Stammteil gegen die Wasserbewegung ausgeübten Widerstandes. Um diesen zu messen, läßt man die (morphologisch) aufwärts führende enge Röhre in Quecksilber tauchen. während die abwärts führende Röhre in dem darüberstehenden Wasser endet. Am Anfang des Versuchs war der beobachtete Widerstand ausnahmslos viel geringer, als aus den meisten Veröffentlichungen zu erwarten war. Im Falle eines 1,7 m langen *Merremia*-Stammteils mit ca. 3 mm dickem Holzzylinder, stieg das Quecksilber an einem sonnigen Nachmittag zu einer zwischen 1,8 und 2,2 cm schwankenden Höhe. Diese Quecksilbersäule mißt direkt den Widerstand. Die Schnelligkeit der Wassereinsaugung in das untere Stammende war 1 cm in 75 Sekunden. Als das Licht, und mit ihm die Transpiration und Absorption, abnahm, sank das Quecksilber auch, bis am Abend die Standhöhe fast null wurde. Am folgenden Tage, mit gleich günstigen Transpirationsbedingungen, stieg das Quecksilber zu 3,5 cm, während weniger Wasser eingesaugt wurde. Was hier vorkam, war nur die allmähliche Abnahme an Durchlässigkeit, welche jedem Arbeiter auf diesem Gebiete wohl bekannt ist. Bei

Merremia ist die Abnahme langsamer als bei den meisten Versuchspflanzen.

In den ersten Stunden eines Versuches mit einem 2,2 m langen Stammstück von *Pericampylus incanus* stieg das Quecksilber 4 cm hoch, während 1 cm Wasser in 40 Sekunden eingesogen wurde. Gegen Abend fiel der Quecksilberstand bis auf 2 cm, während immer noch 1 cm Wasser in 80 Sekunden aufgenommen wurde. Am folgenden Tage stieg der Druck früh bis 12 cm, bei einer Wasseraufnahme von 1 cm in 2 Minuten; des Nachmittags stieg er endlich bis 18 cm bei einer kaum veränderten Aufnahmegeschwindigkeit. Aus diesen und noch mehreren Versuchen derselben Art, wie auch aus allen früheren Arbeiten, tritt klar hervor, daß Versuche über die Wasserbewegung in Stämmen möglichst unverzüglich durchzuführen sind; und daß, wenn solche Versuche einige Tage dauern, die späteren Ergebnisse recht wenig die in der Natur vorkommenden Prozesse aufklären. In Versuchen mit *Cocos* kommt eine überraschende Verzögerung sogar während der ersten Stunde vor.

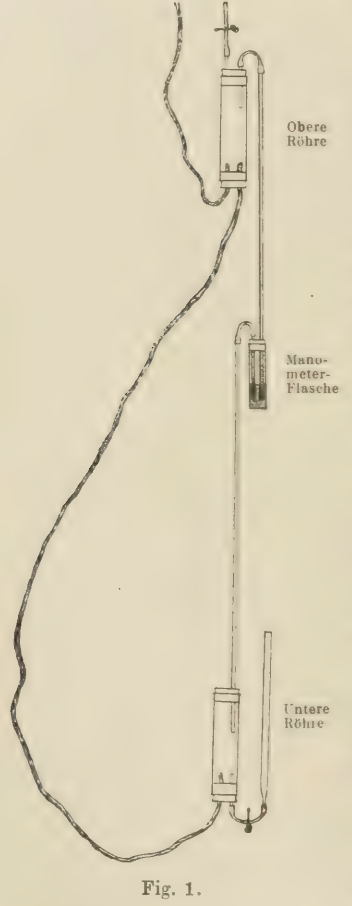


Fig. 1.

Nach diesen vorläufigen Versuchen richtete ich den Apparat, wie zuerst beabsichtigt war, ein, mit den zwei Schnittstellen, wie in der Natur, eine fast senkrecht über der anderen (Fig. 1). Beide engen Glasröhren in der Quecksilberflasche wurden in das Quecksilber eingeschoben. Es stieg deshalb das Quecksilber je nach den Bedingungen in der einen oder anderen Röhre. Bei sehr aktiver Transpiration stieg es in der aufwärtsleitenden Röhre, und bewies dabei, daß der Wasserbedarf genügend groß war, um teilweise durch die Glasröhre, wie auch natürlich teilweise durch den Stamm befriedigt zu werden. Dieses geschah auch, wenn der Versuch dauerte, bis die Veränderungen im Holze die leichte

Beweglichkeit des Wassers verhinderten. Die Steighöhe war jedoch nicht groß, gewöhnlich nicht mehr als 3 cm. Die größte beobachtete Steighöhe war 14 cm, und diese kam nur einmal vor, und zwar mit einem Stamme, der schon mehr als 26 Stunden geschnitten war. Größere Steighöhen wären natürlich als Erfolg der stets sich vergrößernden Undurchlässigkeit zu erreichen, wenn nicht eben dieselben Veränderungen über dem oberen Schnitt vorkämen. In allen diesen Versuchen traten einige Bläschen aus den geschnittenen Enden der Stämme aus. Gelegentlich traten sie aus allen Schnittflächen aus, manchmal wurden sie nur abwärts ausgesogen. Jedesmal traten die Blasen leichter abwärts als aufwärts aus. Der Erfolg des Blasenaustritt wäre vielleicht der, das Quecksilber abwärts zu schieben; jedoch war die ganze ausgesogene Luftmenge im Vergleich mit dem eingesogenen Wasservolumen so klein, daß die Beeinträchtigung der Resultate keineswegs ansehnlich war.

Anderseits geschah es wiederholt am ersten Abend eines Versuchs, daß das Quecksilber in der abwärts leitenden Röhre stieg: diese Tatsache bewies nicht nur, daß die Transpiration nicht mehr das Wasser in den engen Röhren in Anspruch nahm, sondern auch, daß das Gewicht dieser Wassersäule genügend war, Wasser aus dem Stamme herauszuziehen.

Um diese letzte Beobachtung bequemer zu prüfen, entfernte ich den beblätterten Sproß, wonach der Apparat praktisch nur in einem langen Stammausschnitt bestand, dessen Enden durch eine Wassersäule in Verbindung waren. Wie in den vorhergehenden Versuchen, zeigt das Quecksilber die Bewegungstendenz des Wassers an. Das Resultat war in jedem Falle ein Aufstieg des Quecksilbers in der abwärtsleitenden Röhre. Wenn es reichlich vorkommt, könnte das Heraussaugen von Blasen für die Bewegung des Quecksilbers verantwortlich sein. Es gelang mir aber mit jeder Versuchspflanze diese Bewegung nachzuweisen in einem Apparat, welcher, abgesehen von dem Luftinhalt des Stammes, vollständig luftfrei war. Wenn man die engen Glasröhren aus dem Quecksilber hebt und sie wieder eintaucht, und dafür sorgt, daß kein einseitiger Druck erzeugt wird, so stellt sich bald wieder der beschriebene Druck her: und dieser abwärtsgerichtete Druck im Glasröhrensystem läßt sich so oft wie man wünscht feststellen.

Daß zur Vermittlung und Volumenkompensation der Quecksilberbewegung Wasser aus dem oberen Ende des Stammstückes aus und im unteren Ende eintritt, ist außer Frage. Zieht man die Röhren in der Manometerflasche aus dem Quecksilber empor, wodurch der Ausgleich des Druckes durch das Quecksilber unmöglich gemacht wird, so sollte die Wasserbewegung, im Stamme aufwärts und im Glasröhrensystem abwärts, ununterbrochen vor sich gehen.

Um diese Bewegung direkter zu beobachten, ersetzte ich das Wasser in der unteren Röhre durch eine Eosinlösung. Der Versuchsgegenstand war ein 2,2 m langes *Vitis*-Stammstück, mit einem Höhenabstand von 1,7 m zwischen den Enden. Vor der Zuführung der Lösung war der Stamm schon 24 Stunden geschnitten worden. Nach weiteren 36 Stunden war kein Eosin in der oberen Röhre; eine Färbung am Fuße der engen Röhre war eben so wenig zu konstatieren. Das Stammstück wurde dann wiederholt abgeschnitten, wobei Eosin bis auf 50 cm in fast allen Holzelementen, und in größeren Höhen in einer geringeren Zahl von Gefäßen bis auf 1,8 m gefunden wurde.

Um endgültig zu beweisen, daß dasselbe Wasser, welches unten in den Stammteil eingesogen wird, denselben durchläuft und aus der oberen Schnittfläche austritt, während die Druckverschiedenheit unten und oben geringer ist als die in einer im Glas eingeschlossenen Wassersäule derselben Höhe, und daß dieses ohne die Mitwirkung lebender Zellen geschieht, benutzte ich eine *Mucuna*[1]). Die Liane wuchs in einem niedrigen Staudenbestand mit einem nur 3 m hohen beblätterten Gipfel, aber mit einem unbeblätterten und unverzweigten 10,5 m langen Stamm. Sie wurde dicht am Grunde abgeschnitten und in eine Röhre, die der „unteren" in dem schon beschriebenen Versuche entsprach, gesteckt. Dann wurde die Pflanze von den Seitensprossen befreit und an eine bequeme Versuchsstelle versetzt. Da wurde sie horizontal gestellt und 12 m von dem ersten Schnitt wieder abgeschnitten. Ein kleiner Zweig mit wenigen Blättern fand sich unterhalb des zweiten Schnittes. Die obere Röhre wurde wie schon besprochen behandelt, die untere aber nicht mit der Manometerflasche in Zu-

---

1) *Species ignota.* Wir haben hier mehrere zum Teil unbeschriebene *Mucuna*-Arten, die im vegetativen Zustande unbestimmbar sind.

sammenhang gebracht. Das untere Ende wurde dann 10,5 m senkrecht unter das obere gestellt.

Nach diesen Einrichtungen und den notwendigen Prüfungen der Luftdichtigkeit, der Zugkraft in der oberen Röhre und der Absorptionsgeschwindigkeit war es schon Abend. Bei beschatteter Belaubung war die Absorption am unteren Ende zu langsam, um in kurzen Zeiträumen bestimmt zu werden. Nachdem aber die Blätter 2 Minuten dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt worden waren, konnte ich die Absorption schon messen. Die schnellste beobachtete Absorption war 1 cm in 4 Minuten. Aus den Enden des ausgeschnittenen Stammteils traten keine Blasen hervor; aus der Schnittfläche des distalen Teils entwichen sie aber ziemlich rasch, sobald die Transpiration das Wasser in der oberen Röhre angriff und einen irgendwie beträchtlichen Zug erzeugte. Wegen des Heraustretens dieser Blasen, oder vielleicht weil ein ansehnlicher Zug auf jeden Fall nicht zu erwarten war, stieg das Quecksilber im Manometer während des Nachmittags niemals über 2 cm. Gegen Abend wurde die Absorption äußerst langsam, und die Quecksilbersäule zeigte weder Druck noch Zug an. Über dem Quecksilber aber fand sich eine 63 cm hohe nicht kompensierte Wassersäule, die einen gewissen Zug gegen die Schnittflächen ausübte.

Unterhalb der Schnittstelle, und 1,5 von derselben entfernt, war ein kleiner Zweig, der ca. $^{1}/_{20}$ der ganzen Beblätterung trug. Dieser wurde intakt gelassen, um eine mögliche Schwierigkeit zu vermeiden, die im Schließen einer Schnittfläche und der Notwendigkeit doppelter Beobachtung der Zugkraft und der etwaigen Absorption besteht. Bei einer Insolation, intensiver als jemals an dem Orte, wo die Pflanze wuchs, erfolgte mäßiges Welken. Die Erholung während der Nacht war vollständig.

Endlich ersetzte ich das Wasser in der unteren Röhre durch eine konzentrierte Kupfersulfatlösung.

Wegen eines Leckes konnte die Absorption während der Nacht nicht bestimmt werden: allerdings war sie recht gering. Um 7^{20} vorm., nachdem die Dichtigkeit wieder hergestellt war, fing die Beobachtung an. Die Bürette an der unteren Röhre zeigte dann 37,7 ccm, und das Quecksilber im Manometer oben stand in beiden Armen gleich. Folgende Tabelle gibt die Manometer- und Bürетteablesungen während der folgenden Stunden an.

Tageszeit	Büretteablesung	Quecksilberstand	Bemerkungen
7.^{20}	37,7	0, cm	Anfang.
7.^{30}		1,0 „	Besonnt.
7.^{40}		2,0 „	Hervortreten von Blasen aus dem Distalteil des Stammes.
7.^{50}	38,6	3,5 „	
8.^{20}	39,8	6,5 „	Viele Blasen.
8.^{50}	40,7	4,6 „	Blätter beschattet.
9.^{10}	41,7	2,9 „	Wieder besonnt.
10.^{20}	43,2	—1,0 „	Vorgeschrittenes Welken.
11.^{20}	45,2	—1,5 „	Zum Anzeigen niedrigerer Stände war das Manometer nicht eingerichtet.

Um 11.^{20} brachte ich etwas Ferrocyankali in die obere Röhre. Ein dichtes braunes Präzipitat bildete sich in der unmittelbaren Nähe der Schnittfläche des Basalteils der Pflanze. Die Zeit der ersten Erscheinung der Kupferlösung in der Röhre ist natürlich nicht genau festzustellen. Weil jedoch die Röhre wiederholt während des Vormittags, und einmal so spät wie 10.^{20} erschüttert worden war, und weil die Verfärbung stark lokalisiert blieb, ist es höchst wahrscheinlich, daß alles Kupfer während der letzten Stunde eintrat, d. h., während der Druckunterschied zwischen beiden Enden des leitenden Stammes nur 32 mm Quecksilber betrug. Während der folgenden Stunden war die Ausfällung vielfach beträchtlicher.

Meiner Meinung nach hat das Vorhandensein eines Zweiges unterhalb der oberen Röhre die Gültigkeit des Versuchs keineswegs beeinträchtigt. Eine reiche Beblätterung des leitenden Stammes wäre gleichfalls ohne Einfluß gewesen. In allen solchen Versuchen gebrauchte ich nur der Bequemlichkeit halber nackte Stämme, um den ganzen durch die Transpiration erzeugten Zug gegen das Wasser in der oberen Röhre zu richten, und eine Beziehung zwischen den unten eingesogenen und oben ausgesogenen Wassermengen eventuell erkennen zu können. Wenn man auch glaubt, daß die Blätter des Zweiges für die Wasserhebung bis an die Zweigstelle verantwortlich waren, muß man doch anerkennen, daß der von der Transpiration herrührende Zug durch das Leitungssystem des Zweiges abwärts fortgepflanzt und das Wasser im Hauptstamme angreifend, danach in beiden Richtungen, aufwärts

und abwärts, gleichkräftig wirkt, und daß das in die obere Röhre aufsteigende Wasser über der Zweigstelle diesen Zug überwinden muß. Deshalb ist das Vorhandensein etwaiger Zweige für die zum Saftsteigen nötige Energie ohne Belang.

Der eben beschriebene Versuch beweist, wie schon früher wiederholt bewiesen wurde, daß lebende Zellen zum Saftsteigen nicht unmittelbar nötig sind. Daß eine Lösung die ganze Länge eines Stammes durchdringen kann, ohne irgendwelche die Bewegung vermittelnde Zellen zu berühren, darf nicht angenommen werden; und daß alle von der Kupfersulfatlösung berührten Zellen getötet wurden, ist wohl sicher.

Derselbe Versuch beweist auch am klarsten, daß die Druckdifferenz unten und oben in derselben Saftleitungsbahn einer Pflanze der Druckdifferenz unten und oben in einer Wassersäule derselben Höhe irgendwo anders keineswegs entsprechend zu sein braucht. In diesem Falle war bei einem Höhenabstand von mehr als der Wasserbarometerhöhe der größte Druckabstand 132 mm Hg. Während der letzten Stunden des Versuchs sank die Druckdifferenz bis 31 mm Hg ab, und auch diese genügte, einen aufsteigenden Strom zu erzeugen. In anderen Versuchen, mit kürzeren Stammteilen, beobachtete ich wiederholt einen absteigenden Strom, wenn die Drucke unten und oben gleich waren, und diese Abströmung war bisweilen auffallend rasch. In jedem solchen Falle genügte ein Zug, kleiner als der einer Wassersäule derselben Höhe, die Strömungsrichtung umzukehren.

Daß unter diesen Bedingungen die Kohäsion des Wassers zur Erklärung der Saftleitung nicht herangezogen werden kann, ist klar.

Das wesentliche Problem bleibt, wie ich schon früher nachwies, die Erforschung der Tatsache, daß beim Saftsteigen die Saftdruckabnahme keineswegs der Druckabnahme in einer Wassersäule entspricht.

Über den Gasaustausch der Wasserpflanzen.

Ein Beitrag zur Kritik der Blasenzählmethode.

Von

Hans Kniep.

Unter den Methoden zum Nachweis der Kohlensäureassimilation spielt die sog. Gasblasenzählmethode ihrer großen Einfachheit und Bequemlichkeit wegen eine wichtige Rolle. Sie erweist sich nicht nur zur Demonstration des Assimilationsprozesses an sich hervorragend geeignet, sondern ist auch sehr häufig dazu verwandt worden, um über die Größe der Assimilation Anhaltspunkte zu geben. Es erscheint überflüssig, die zahlreichen Arbeiten hier zu erwähnen, die sich der Methode in diesem letzteren Sinne bedient haben, ich will auch darauf verzichten, hier im einzelnen der Frage nachzugehen, ob die Methode all den Anforderungen entspricht, die man an sie gestellt hat, und inwieweit die damit gewonnenen Ergebnisse der Kritik standhalten können. Das wird sich aus den folgenden Darlegungen von selbst ergeben. Wohl ist viel über die Verwendbarkeit der Gasblasenmethode geschrieben worden, und gewiß vieles Richtige; fast alle diese Erörterungen beruhen indessen auf mehr oder weniger hypothetischen Voraussetzungen, die experimentell nicht oder wenigstens nicht völlig ausreichend gestützt sind. Eine eingehende experimentelle Untersuchung über die Grundlagen der Methode, die allein geeignet erscheinen kann, ein Urteil über ihre Brauchbarkeit als quantitative Methode zu gewinnen, ist bisher nicht durchgeführt worden. Ohne die sehr verdienstvollen Untersuchungen von Devaux (1889), von denen im folgenden noch mehrfach die Rede sein wird, zu unterschätzen, dürfen wir sagen, daß noch zahlreiche, den Gasaustausch der Wasserpflanzen betreffende Fragen, welche für die Verwendbarkeit der Gasblasenmethode von Bedeutung sind, ungeklärt sind.

Die Lösung eines Teils dieser Fragen hängt davon ab, ob es möglich ist, sehr kleine Gasmengen mit großer Genauigkeit und ohne großen Zeitverlust analysieren zu können. Man hat sich bisher, um das zu erreichen, meist des Apparates von Bonnier und Mangin (1884) bedient. Auch Devaux hat mit diesem Apparat gearbeitet. Die Gasvolumina, die Devaux analysiert hat, betrugen gewöhnlich $^1/_3$ ccm, doch gibt er an, daß man auch noch Volumina von $^1/_{50}$ ccm analysieren kann. Die Sicherheit der Analyse scheint indessen bei so kleinen Volumina beschränkt zu sein. Um von einer assimilierenden Wasserpflanze (etwa einem *Helodea*-Sproß) $^1/_3$ ccm Gas aufzufangen, bedarf es schon einer ziemlich langen Zeit. Das Arbeiten mit einem einzigen Sproß ist aber, wie wir sehen werden, oft notwendig, da es sich vielfach darum handelt, die Blasenzahl dauernd zu kontrollieren. Je größer nun die zum Auffangen der zu analysierenden Gasmenge notwendige Zeit ist, umso größer ist auch die Gefahr, daß sich Fehler oder Ungleichmäßigkeiten der Versuchsbedingungen (Veränderungen der Lichtintensität, der Temperatur, der Schnittfläche des Sprosses usw.) einschleichen, deren Tragweite sich nicht genau berechnen läßt. Dazu kommt, daß der Bonnier-Manginsche Apparat sich nicht dazu eignet, das zu analysierende Gas direkt aufzunehmen, sondern daß dieses zuerst in einem anderen Gefäß aufgefangen und in den Apparat übertragen werden muß, eine Komplikation, die ebenfalls die Gefahr für Fehler in sich schließt. Es ist daher nicht nur aus Bequemlichkeitsgründen eine Apparatur vorzuziehen, die ein schnelleres Arbeiten mit weit geringeren Gasmengen als der Bonnier-Manginsche Apparat gestattet und zugleich das Auffangen des Gases in einem besonderen Gefäß und das Übertragen von da in den Analysenapparat umgeht.

Diesen Forderungen entspricht der Apparat von Krogh (1908). Auf die Verwendbarkeit dieses Apparats für Assimilationsuntersuchungen habe ich schon an anderer Stelle hingewiesen (Kniep [1912], dort auch Abbildung des Apparats); ich kann mich daher hier, anknüpfend an die ausführliche Beschreibung, die Krogh (1908) selbst gibt, auf einige Andeutungen beschränken. Der Apparat besteht im wesentlichen aus einem graduierten Kapillarrohr, das oben und unten erweitert ist und ein seitliches Ansatzstück hat. Dieses Ansatzstück ist in einem nach unten spitzen Winkel angeschmolzen und durch eine bewegliche Schraube verschlossen. Mit Hilfe der letzteren kann die darin befindliche

Quecksilbersäule und damit auch der Inhalt des Kapillarrohrs verschoben werden. Eine in der unteren Erweiterung des Kapillarrohrs aufgefangene Gasblase wird mit Hilfe der Schraube aufgesaugt und ihr Anfangsvolumen abgelesen. Darauf wird die in der unteren Erweiterung der Röhre befindliche Flüssigkeit durch Kalilauge ersetzt, die Gasskala zurückgeschoben und nach Absorption der CO_2 wieder aufgesaugt. In entsprechender Weise wird, nach Ersatz der Kalilauge durch Kaliumpyrogallat, der Sauerstoff absorbiert. Die Längendifferenz der Gasskala vor und nach der Absorption ergibt dessen Menge. Für Konstanthalten der Temperatur während des Analysierens ist durch Wasserkühlung Sorge getragen. Über die Korrektur, die bei etwa auftretenden geringen Temperaturunterschieden nötig ist, sowie über alle weiteren Einzelheiten ist die Arbeit von Krogh nachzusehen.

Ich habe mich ganz in Übereinstimmung mit den Angaben von Krogh davon überzeugt, daß man, nachdem man in der Handhabung des Apparates einigermaßen geübt ist, die Analysen mit größter Genauigkeit durchführen kann. Dabei ist das zu analysierende Gasvolumen ungemein gering. Es beträgt in maximo (wenn die ganze Länge der Skala ausgenutzt wird) etwa 6 cmm, also ungefähr den 56. Teil der gewöhnlich von Devaux verwandten Gasmenge und — wenn wir den Wert von $^1/_{50}$ ccm heranziehen, den Devaux noch gerade für ausreichend hält, um mit dem Apparat von Bonnier und Mangin sichere Werte zu erhalten — immer noch den 3,3. Teil von diesem letzteren Volumen. Dabei ist zu bedenken, daß 6 cmm ein Maximalwert ist und man noch viel geringere Gasmengen genau analysieren kann. Ich habe gewöhnlich mit 3—4 cmm gearbeitet, man kann aber schon mit 2 cmm hinreichend genaue Werte erhalten.

I. Der Sauerstoffgehalt der Gasblasen bei verschiedener Stärke des Blasenstroms.

Die erste Frage, die ich mir vorlegte, war die, wie es sich mit dem Sauerstoffgehalt der ausgeschiedenen Gasblasen verhält, wenn ein und dieselbe Pflanze verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt wird, wobei, wie bekannt, die Stärke des Blasenstroms sich ändert. Man hat vielfach die Stärke des Blasenstroms als direktes Maß der Assimilationsgröße verwandt. Natürlich handelt es sich nur um ein relatives Maß; auch bei Berücksichtigung der

in der Zeiteinheit in den Blasen ausgeschiedenen O_2-Menge würden sich keine absoluten Werte erreichen lassen, da bekanntlich ein Teil des O_2 durch Diffusion direkt an das Wasser abgegeben wird. Über die Verwendbarkeit der Blasenzählmethode in der eben erwähnten Hinsicht schreibt z. B. Reinke (1883, S. 732): „Obwohl es aber längst bekannt ist, daß das im Sonnenlicht ausgeschiedene Gas nicht aus reinem Sauerstoff besteht, sondern wechselnde, aber meistens geringe Mengen von N und CO_2 beigemengt enthält, so trage ich doch keine Bedenken, die Zahl der in der Zeiteinheit hervorquellenden Gasblasen als angenähert richtiges Maß für die Lebhaftigkeit der Sauerstoffausscheidung anzusehen."

Es ist nun von vornherein klar, daß die Annahme einer direkten Proportionalität zwischen Blasenzahl und Assimilationsgröße nur dann zulässig ist, wenn entweder das ausgeschiedene Gas reiner Sauerstoff ist oder wenigstens so viel O_2 enthält, daß die Beimengungen praktisch vernachlässigt werden können, — oder wenn der Sauerstoff in den Blasen in einem von der Stärke des Blasenstroms unabhängigen, konstanten Prozentsatz enthalten ist. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Ein bekannter Vorlesungsversuch legt schon die Annahme nahe, daß bei schwacher Assimilation nicht nur der absolute, sondern auch der prozentische Sauerstoffgehalt der ausgeschiedenen Blasen geringer ist als bei starker Assimilation. Das von einem Bündel *Helodea*-Sprosse ausgeschiedene Gas wird unter einem Trichter aufgefangen. Ein glühender Span wird durch das Gas in Entzündung gebracht. Dieser Versuch gelingt oft recht mangelhaft, besonders im Winter, wenn die Pflanzen Bedingungen ausgesetzt sind, die nur schwache Assimilation gestatten. Allerdings läßt sich die obige Annahme aus dem Versuch nicht mit zwingender Notwendigkeit ableiten. Es könnte das Ergebnis auch darauf beruhen, daß infolge der längeren Versuchsdauer bei schwachem Licht ein Diffusionsausgleich mit dem Wasser, dessen Gasgehalt mit der Außenluft im Gleichgewicht steht, stattgefunden hat. Tatsächlich ist aber, wie wir sehen werden, das an der Schnittfläche abgegebene Gasgemisch bei schwacher Assimilation im Verhältnis ärmer an Sauerstoff als bei starker.

Schon Daubeny (1836) hat Versuche gemacht, die zu diesem Resultate führten. Die analytischen Daten, die er mitteilt, sprechen allerdings nicht ausnahmslos zugunsten dieser Annahme, aber doch im großen und ganzen. Begreiflicherweise ist die Methodik Daubenys, nach unseren heutigen Ansprüchen bemessen, eine

recht unvollkommene. Zudem hat Daubeny mit untergetauchten Blättern von Landpflanzen gearbeitet, seine Ergebnisse sind also auf die an submersen Wasserpflanzen gewonnenen nicht ohne weiteres übertragbar. In der Tat ist auch die Gleichheit der Erscheinung mit der bei Wasserpflanzen beobachteten nur eine äußerliche, denn die Erklärung ist eine ganz andere (vgl. Daubeny, S. 157/58). Wir können daher von der Arbeit Daubenys hier absehen.

Cloëz und Gratiolet (1851) haben dagegen mit Wasserpflanzen gearbeitet. Aus den mitgeteilten, mit *Potamogeton perfoliatus* gewonnenen Zahlen geht hervor, daß der prozentische Sauerstoffgehalt mit der Größe der Gasausscheidung abnimmt. Auf viele Einwände, die sich gegen die Methodik der Versuche von Cloëz und Gratiolet erheben lassen, hat bereits Pfeffer (1871, S. 5) hingewiesen. Schon die verhältnismäßig lange Versuchsdauer von 2—3 Stunden schließt verschiedene, von den Autoren nicht berücksichtigte Fehlerquellen in sich, so daß ihre Resultate nicht als völlig sichere gelten können. Ein Versuch, das Phänomen zu erklären, wird von Cloëz und Gratiolet nicht gemacht.

Auf die theoretische Seite der Frage ist erst Pfeffer (1871) eingegangen. Wir werden darauf unten kurz zurückkommen. Pfeffer hat bereits auf Grund der Diffusionsverhältnisse die Annahme ausgesprochen, daß der Sauerstoffgehalt der ausgeschiedenen Gasblasen mit der Intensität dieser Ausscheidung gleichsinnig variiert. Eine Bestätigung dieser Annahme findet Pfeffer in einem Vergleich zweier Versuchsreihen, bei deren einer, die mit Landpflanzen durchgeführt wurde, die zersetzte Kohlensäure direkt bestimmt wurde, während die andere mit Wasserpflanzen nach der Blasenzählmethode ausgeführt wurde. Es zeigte sich, daß in der letzteren die Werte etwas höher waren und zwar im allgemeinen um so mehr von denen der ersten Reihe differierten, je schwächer die Assimilation war. Das würde mit der Annahme des geringeren O_2-Gehalts bei schwachem Blasenstrom stimmen.

Es schien mir trotzdem nicht überflüssig, mit einer möglichst exakten Methode, die zugleich schnelles Arbeiten und häufige Kontrolle der Gaszusammensetzung bei ein und derselben Pflanze gestattet, der Frage nochmals nachzugehen. Zur Erläuterung der Methodik meiner Versuche, die mit verschiedenen Wasserpflanzen ausgeführt worden sind und zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben, schicke ich folgende kurze Bemerkungen voraus.

Die Versuchsobjekte befanden sich in einer frisch bereiteten Lösung von 1 % $KHCO_3$ in abgestandenem, destilliertem Wasser. Nach den Untersuchungen von Angelstein (1910) erreicht in diesem Stadium die Assimilation unter sonst gleichen Bedingungen ihr Maximum. In der Tat findet in dieser Lösung eine sehr starke Blasenabgabe statt, welche die in Leitungswasser meist erheblich übertrifft. Bei Verdunkelung hört der Blasenstrom sofort auf, wenn die Temperatur der Lösung mit der der umgebenden Luft völlig übereinstimmt und keine Übersättigung an Gas vorliegt. Das Arbeiten mit frischem Leitungswasser, für das die beiden letzteren Forderungen nicht zutreffen, ist daher zu verwerfen (vgl. vor allem Devaux [1889]). Der Gasstrom pflegt hier bei Verdunkelung noch kürzere oder längere Zeit in vermindertem Grade fortzudauern, also kein reiner Assimilationsstrom zu sein. Längeres Einleiten von Kohlensäure in abgestandenes Leitungswasser kann auch zur Vortäuschung ganz irriger Resultate führen, worauf ich unten noch zurückkommen werde. Will man über einen Blasenstrom verfügen, der ausschließlich durch den Assimilationsgaswechsel hervorgerufen ist, so ist es jedenfalls notwendig, ständig zu kontrollieren, ob er im Dunkeln sogleich zum Stillstand kommt.

Zum besseren Verständnis teile ich zunächst einen beliebig herausgegriffenen Versuch in extenso mit, die übrigen in etwas abgekürzter Form.

1. Versuch (14. Juli). Versuchspflanze *Cabomba caroliniana.* Aufstellung im diffusen Tageslicht an einem Westfenster. Wetter hell.

12.⁰⁰ h. Zeit, in der 20 Blasen aufsteigen (gemessen mit einer Stoppuhr, die eine bis auf 0,1 Sekunden genaue Ablesung gestattet): 6,8 Sekunden.

Menge des in 2 Minuten im Analysenapparat aufgefangenen Gases: 79,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt des Gases: 3,3 %,
O_2-Gehalt des Gases: 39,4 %[1]),
N_2-Gehalt des Gases: 60,6 %.

Die Pflanze wurde dann bis $3.^{30}$ h. sich selbst überlassen, das Licht nahm langsam etwas zu, $3.^{30}$ h. nachmittags wurden 20 Blasen

1) Die Prozente von O_2 und N_2 sind auf die Gesamtgasmenge nach Abzug der darin enthaltenen CO_2 berechnet.

in 6,2 Sekunden ausgeschieden. Blasen anscheinend etwas größer als zuvor. Menge des in 100 Sekunden im Apparat aufgefangenen Gases: 121,4 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,7 %,
O_2-Gehalt: 42,37 %,
N_2-Gehalt: 57,63 %.

3.[45 h.] nachmittags wird die Pflanze etwas vom Fenster entfernt, so daß 20 Blasen in 16,4 Sekunden aufsteigen. 4.[15 h.] wird das Gas von neuem analysiert. Die Zeit bis zum Aufsteigen von 20 Blasen ist jetzt (da das Licht ein wenig schwächer geworden ist) 17,0 Sekunden. Menge des in 4 Minuten im Apparat aufgefangenen Gases: 110,7 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,1 %,
O_2-Gehalt: 30,14 %,
N_2-Gehalt: 69.86 %.

4.[30 h.], gleich nach der Analyse, wird die Pflanze wieder dem Fenster näher gerückt. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. Die Blasenzahl hält sich in den folgenden Minuten etwa auf dieser Höhe, steigt dann langsam.

5.[05 h.] 20 Blasen in 5,8 Sekunden. Erneute Analyse. Menge des in 100 Sekunden aufgefangenen Gases: 134,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,6 %,
O_2-Gehalt: 40,7 %,
N_2-Gehalt: 59,3 %.

Wir ersehen aus diesem Versuch, daß der O_2-Gehalt der Gasblasen sehr stark schwankt, und zwar nimmt er mit steigender Lichtintensität und Blasenzahl zu, mit sinkender ab. Die Schwankungen betragen, auf den Gesamtgasgehalt bezogen, über 10 %, auf den Sauerstoffgehalt bezogen etwa 30 %. Das sind Werte, die weit höher sind, als daß sie bei der Blasenzählung ohne weiteres vernachlässigt werden könnten. Andere, in ähnlicher Weise durchgeführte Versuche zeigten dasselbe.

2. Versuch (14. Juli). *Cabomba caroliniana.* Versuchsanordnung wie bei Versuch 1.

12.[20 h.] 20 Blasen in 8,8 Sekunden. Menge des in 2 Minuten aufgefangenen Gases: 79,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 2,2 %,
O_2-Gehalt: 40,2 %,
N_2-Gehalt: 59,8 %.

Assimilation geht ununterbrochen weiter.

3.[40 h.] 20 Blasen in 11 Sekunden. Menge des in 2 Minuten aufgefangenen Gases: 63,1 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,9 %,
O_2-Gehalt: 35,5 %,
N_2-Gehalt: 64,5 %.

4.[15 h.] Pflanze etwas vom Fenster entfernt. 20 Blasen in 32,4 Sekunden.

4.[45 h.] 20 Blasen in 34,0 Sekunden. Menge des in 8 Minuten aufgefangenen Gases: 72,3 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,5 %,
O_2-Gehalt: 22,8 %,
N_2-Gehalt: 77,2 %.

4.[50 h.] Pflanze dem Fenster wieder näher gerückt. 20 Blasen in 18 Sekunden.

5.[25 h.] (Licht etwas stärker). 20 Blasen in 13,8 Sekunden. Menge des in 2 Minuten aufgefangenen Gases: 51,4 Skalenteile.

CO_2- + O_2-Gehalt: 32,2 %[1]),
N_2-Gehalt: 67,8 %.

3. Versuch (28. Juni). *Ranunculus aquatilis.* Diffuses Tageslicht.

11.[15 h.] 20 Blasen in 13,1 Sekunden. Aufgefangene Gasmenge in 32,6 Sekunden: 82,9 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 2,0 %,
O_2-Gehalt: 45,1 %,
N_2-Gehalt: 54,6 %.

12.[10 h.] Licht hat infolge stärkerer Bewölkung in der Zwischenzeit abgenommen. 20 Blasen in 18,4 Sekunden. Aufgefangen in 92 Sekunden: 79,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 2,2 %,
O_2-Gehalt: 39,7 %,
N_2-Gehalt: 60,3 %.

---

1) Bei dieser Analyse wurde nur mit Kaliumpyrogallat absorbiert. Die Sauerstoffmenge ist also um 1—2 % der Gesamtgasmenge geringer anzunehmen.

4. Versuch (8. Juli). *Ranunculus aquatilis.* Diffuses Tageslicht.

4.$^{05\,h.}$ 20 Blasen in 7,1 Sekunden. Aufgefangen in 3 Minuten: 104,1 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: ?
O_2-Gehalt: 42,7 %,
N_2-Gehalt: 57.3 %.

4.$^{20\,h.}$ Pflanze vom Fenster entfernt. 20 Blasen in 14,2 Sekunden.

4.$^{45\,h.}$ Licht in der Zwischenzeit unverändert. 20 Blasen in 14,2 Sekunden. Aufgefangen in 6 Minuten: 90,4 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,5 %,
O_2-Gehalt: 30,0 %,
N_2-Gehalt: 70,0 %.

4.$^{55\,h.}$ Pflanze wieder heller gestellt. 20 Blasen in 8,2 Sekunden.

4.$^{35\,h.}$ 20 Blasen (wie 4.$^{55\,h.}$) in 8,2 Sekunden

CO_2-Gehalt: 1,6 %,
O_2-Gehalt: 40,0 %,
N_2-Gehalt: 60,0 %.

5. Versuch (28. Juni). *Hydrilla verticillata.* Diffuses Tageslicht.

11.$^{00\,h.}$ 20 Blasen in 6,5 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 81,8 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 2,2 %,
O_2-Gehalt: 45,0 %,
N_2-Gehalt: 55,0 %.

Zwischen 11.$^{00\,h.}$ und 11.$^{45\,h.}$ hat die Lichtintensität und folglich die Blasenzahl abgenommen, kurz vor 11.$^{45\,h.}$ ist sie wieder gestiegen.

11.$^{45\,h.}$ 20 Blasen in 6.3 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 87,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,8 %,
O_2-Gehalt: 44,1 %,
N_2-Gehalt: 55,9 %.

Zwischen 11.$^{45\,h.}$ und 2.$^{45\,h.}$ hat die Pflanze unausgesetzt assimiliert. Die Lichtintensität hat sich etwas verringert.

2.$^{45\,h.}$ 20 Blasen in 6,3 Sekunden. (Blasen scheinen kleiner zu sein als zuvor). Aufgefangen in 2 Minuten: 83,8 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,1 %,
O_2-Gehalt: 42,0 %,
N_2-Gehalt: 58,0 %.

3.[45 h.] Lichtintensität hat in der Zwischenzeit weiter abgenommen. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. (Blasen kleiner). Aufgefangen in 2 Minuten: 64,1 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,3 %,
O_2-Gehalt: 39,9 %,
N_2-Gehalt: 60,1 %.

4.[00 h.] Pflanze etwas vom Fenster entfernt. 20 Blasen in 13 Sekunden.

4.[30 h.] 20 Blasen in 13 Sekunden. Aufgefangen in 3,5 Minuten: 64,1 Skalenteile (in 2 Minuten also 36,6 Skalenteile).

CO_2-Gehalt: 0,6 %,
O_2-Gehalt: 32,6 %,
N_2-Gehalt: 67,4 %.

5.[15 h.] Licht schwächer. 20 Blasen in 15,5 Sekunden. Aufgefangen in 5 Minuten: 66,7 Skalenteile (in 2 Minuten also 26,7 Skalenteile).

CO_2-Gehalt: 1,3 %,
O_2-Gehalt: 30,9 %,
N_2-Gehalt: 69,1 %.

5.[20 h.] wird die Pflanze dem Fenster wieder genähert. Die Blasenzahl steigt: 20 Blasen in 7,6 Sekunden. Das Licht nimmt langsam ab.

5.[40 h.] 20 Blasen in 10,5 Sekunden. Aufgefangen in 4 Minuten: 78,0 Skalenteile (in 2 Minuten also 39,0 Skalenteile).

CO_2-Gehalt: 1,3 %,
O_2-Gehalt: 36,2 %,
N_2-Gehalt: 63,8 %.

6. Versuch (30. Juni). *Hydrilla verticillata.* Diffuses Tageslicht, trübes Wetter.

3.[30 h.] 20 Blasen in 25,6 Sekunden. Aufgefangen in 90 Sekunden: 142,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,7 %
O_2-Gehalt: 38,7 %
N_2-Gehalt: 61,3 %

Nach 3.[30 h.] klärt sich das Wetter etwas auf.

4.[00 h.] 20 Blasen in 14,4 Sekunden. Aufgefangen in 50 Sekunden: 96,1 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 2,0 %
O_2-Gehalt: 42,1 %
N_2-Gehalt: 57,9 %

4.[15 h.] Lichtintensität hat weiter zugenommen. 20 Blasen in 7,6 Sekunden. Aufgefangen in 45 Sekunden: 105,5 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,2 %,
O_2-Gehalt: 45,0 %,
N_2-Gehalt: 55,0 %.

7. Versuch (8. Juli). *Potamogeton polygonifolius.* Diffuses Tageslicht.

5.[05 h.] 20 Blasen in 21,2 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 92,2 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 1,8 %,
O_2-Gehalt: 27,9 %,
N_2-Gehalt: 66,6 %.

5.[50 h.] Licht schwächer geworden, 20 Blasen in 60 Sekunden.

CO_2-Gehalt: 1,8 %,
O_2-Gehalt: 27,9 %,
N_2-Gehalt: 72,1 %.

8. Versuch (24. Juni). *Heleodea canadensis.* Diffuses Tageslicht.

1.[10 h.] 20 Blasen in 7 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 140,7 Skalenteile.

CO_2-Gehalt: 0,9 %,
O_2-Gehalt: 49,6 %,
N^2-Gehalt: 50,4 %.

4.[30 h.] Licht in der Zwischenzeit intensiver geworden. 20 Blasen in 5,2 Sekunden. Aufgefangen in 90 Sekunden: 96,4 Skalenteile (in 2 Minuten würden es somit sein 128,5).

CO_2-Gehalt: 0,6 %,
O_2-Gehalt: 54,4 % [1]),
N_2-Gehalt: 46,6 %.

---

1) Daß hier der Prozentgehalt an Sauerstoff größer ist als in der vorstehenden Analyse, obwohl die Blasenabgabe 4.[30 h.] schwächer war, rührt wohl daher, daß kurz vor 4.[30 h.] die Lichtintensität höher war und sich der O_2-Gehalt der Interzellularluft noch nicht auf die etwas geringere Intensität eingestellt hatte.

4.40 h. Starke Bewölkung, Licht schwächer. 20 Blasen in 14,7 Sekunden. Aufgefangen in 5 Minuten: 77,2 Skalenteile (in 2 Minuten also 30,9 Skalenteile).

CO_2-Gehalt: 1,2 %,
O_2-Gehalt: 36,6 %,
N_2-Gehalt: 63,4 %.

In der folgenden Zeit nimmt die Lichtintensität ständig ab.

6.30 h. 20 Blasen in 93,2 Sekunden. Aufgefangen in 6 Minuten: 20,4 Skalenteile (in 2 Minuten also 6,8 Skalenteile).

CO_2- + O_2-Gehalt: 27,9 %,
N_2-Gehalt: 72,1 %.

Von der Mitteilung weiterer Versuche, die alle das gewonnene Resultat bestätigen, sehe ich hier ab. Aus der Tatsache, daß der Sauerstoffgehalt der Gasblasen umso höher ist, je stärker die Blasenabgabe ist, und umgekehrt, folgt, daß bei Veränderung der Lichtintensität die Blasenzahl langsamer zu- und abnimmt als die Assimilationsgröße. Hieran wird auch nichts geändert durch den Umstand, daß der mit den Gasblasen aufsteigende Sauerstoff nicht der gesamte bei der Assimilation ausgeschiedene Sauerstoff ist, sondern daß ein Teil an das umgebende Wasser abgegeben wird. Diese letztere Menge wird bei hohem Sauerstoffgehalt der Interzellularen sicher nicht geringer sein als bei niedrigem. Ich will indessen auf diesen Punkt hier noch nicht eingehen.

Bevor wir an die Erklärung der Erscheinung herantreten, ist ein Einwand zu erledigen. Bei langsamer Blasenabgabe ist, wie aus obigen Versuchsdaten ersichtlich, die Zeit, während der die Gasblasen vom Analysenapparat aufgefangen werden, sich also in der unteren Erweiterung des Kapillarrohres ansammeln, entsprechend größer. Da es nun nicht möglich ist, den Analysenapparat mit einer Flüssigkeit zu füllen, deren Gasgehalt mit dem der aufgefangenen Gasblasen völlig im Gleichgewicht ist (aus dem einfachen Grund, weil der Gasgehalt der letzteren ja erst bestimmt werden soll), so wird man daran denken müssen, daß ein Diffusionsausgleich angestrebt wird, der um so mehr ins Gewicht fallen muß, je länger das Gas mit der Füllflüssigkeit in Berührung ist. Man könnte daher meinen, der geringere Gasgehalt der langsamer aufsteigenden Blasen sei zum Teil dadurch vorgetäuscht, daß während der längeren Auffangszeit mehr Sauerstoff durch Diffusion an die Füllflüssigkeit übergehe. Um diesem Einwand zu begegnen, wurden zahlreiche

Versuche in folgender Weise durchgeführt: dieselbe Pflanze wurde (wie oben beschrieben) zuerst intensivem, dann schwächerem Licht ausgesetzt oder umgekehrt. Da im intensiven Licht die Blasenausscheidung lebhafter ist, ist auch die Zeit zum Auffangen einer bestimmten Gasmenge geringer. Die Analyse wurde nun nicht sofort durchgeführt, sondern das aufgesammelte Gas blieb mit der Füllflüssigkeit in der unteren trichterförmigen Erweiterung so lange in Berührung, als die Differenz der Auffangszeit bei starkem und schwachem Lichte betrug. Die Zeit, während der das Gas mit der Füllflüssigkeit in Berührung war, war also in beiden Fällen dieselbe, trotzdem war das Versuchsergebnis bei intensivem Licht stets ein höherer Sauerstoffgehalt als bei schwachem.

Wie haben wir dies nun zu erklären? Wir wollen dabei einmal von dem praktisch wohl nur äußerst selten verwirklichten, theoretisch aber einfachen Fall ausgehen, die Interzellularluft befände sich im völligen Diffusionsgleichgewicht mit dem umgebenden Wasser und dessen Gasspannung stehe ebenfalls im Gleichgewicht mit der Atmosphäre. Dann wird das Wasser bei 15° und 760 mm Druck 35 % Sauerstoff und 65 % Stickstoff absorbiert enthalten, die Interzellularluft müßte dieselbe Zusammensetzung haben wie die Atmosphäre. Wir fragen uns jetzt, was tritt ein, wenn die Pflanze plötzlich beleuchtet wird und zu assimilieren beginnt? — Es ist bekannt, daß dann sogleich im Innern infolge der Sauerstoffabscheidung in die Interzellularen ein Überdruck entsteht; wenn dieser eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt aus der Schnittfläche die Blasenabgabe. Würde ausschließlich die in den Interzellularen befindliche Kohlensäure verarbeitet, so würde man, da der assimilatorische Quotient 1 ist, meinen können, daß ein Überdruck gar nicht zustande kommen könnte. Nun entstammt aber sicher der größte Teil der Kohlensäure dem Wasser, gelangt von hier aus durch Diffusion zu den chlorophyllführenden Zellen und wird dort zersetzt. Zweifellos wird auch ein Teil des gebildeten Sauerstoffs ins Wasser abgeschieden, es ist aber sehr fraglich, ob diese Menge der von dort stammenden CO_2-Menge entspricht. Wenn die Pflanze sich in ruhigem Wasser befindet, so wird jedenfalls sehr bald ihre Oberfläche mit einer mit Sauerstoff gesättigten oder gar übersättigten Wasserschicht überzogen sein und die Gasabgabe wird dadurch infolge der Verringerung des Diffusionsgefälles erschwert. Die Diffusion des gelösten Sauerstoffs von dieser Oberflächenschicht in das umgebende Wasser ist ohne Zweifel

viel geringer als die Neuproduktion bei einigermaßen starker Assimilation. — Andererseits ist nun nach den Interzellularen die Gasabgabe namentlich dann erleichtert, wenn sich im Innern ein in Bewegung befindlicher Gasstrom befindet. Damit dieser zustande kommt, muß aber schon ein Überdruck vorhanden sein, der an der Schnittfläche die Blasenabgabe veranlaßt. Der wichtigste, diesen Überdruck bedingende Umstand besteht zweifellos in der verschiedenen Diffusionsgeschwindigkeit der einzelnen Gase im Wasser und den mit Wasser imbibierten Zellen. Nach Exner (1875) besteht für $N_2 : O_2 : CO_2$ in Wasser das Verhältnis der Diffusionsgeschwindigkeiten 1 : 2,3 : 54,8[1]). Der Partiärdruck der im Wasser gelösten CO_2, der in der direkten Umgebung der Chloroplasten während der Assimilation eine Verminderung erfährt, wird infolge der hohen Diffusionsgeschwindigkeit dieses Gases sogleich wieder erhöht werden und sich, wenn die Assimilation schwach ist, konstant auf einer Höhe halten, die der des im umgebenden Wasser vorhandenen Teildrucks sehr nahe kommt. In diesem Falle wird von der in den Interzellularen befindlichen CO_2 nur wenig aufgenommen werden. Anders steht es mit dem Sauerstoff. Derselbe wird sich wegen seiner viel geringeren Diffusionsgeschwindigkeit schnell in der Umgebung der Chloroplasten anreichern. In dem an die Interzellularen direkt angrenzenden Imbibitionswasser muß somit sehr bald eine Sauerstoffspannung herrschen, welche mit dem Partiärdruck des Sauerstoffs der Interzellularluft nicht mehr im Gleichgewicht steht; es muß Sauerstoff in die letztere abgegeben werden. Eine für diese Evasion gültige Regel hat Bohr (1899) aufgestellt. Nach dessen Untersuchungen, die sich allerdings nur auf Kohlensäure beziehen, vermutlich aber auch für andere Gase Geltung haben, besteht die Beziehung

$$\gamma = \alpha \beta$$

worin β der Evasionskoeffizient ist, d. h. diejenige Anzahl ccm Gas, welche in 1 Minute durch 1 qcm Oberfläche die Flüssigkeit verläßt, wenn die Dichtigkeit des Gases (d. i. der Absorptionskoeffizient) in der Flüssigkeit gleich 1 ist. α (der Absorptionskoeffizient) ist bekanntlich die in der Volumeinheit (1 ccm) der Flüssigkeit bei 760 mm Druck gelöste Gasmenge. γ ist der Invasionskoeffizient, d. h. die Anzahl ccm Gas, die in einer Minute unter 760 mm Gasdruck durch 1 qcm Oberfläche eintritt. Beiläufig bemerkt wurde die Evasion der CO_2 aus dem Wasser in der Weise bestimmt,

1) Vgl. auch Hüfner, Wiedem. Ann., Bd. 60, 1897, S. 134.

daß über eine mit CO_2 gesättigte Wassermenge von bekanntem Volumen und bekannter Oberfläche ein CO_2-freier Luftstrom geleitet wurde. Bohr fand für β bei 0^0 und 760 mm Druck 0,077, für γ unter gleichen Bedingungen 0,124. Die Gleichung gilt zweifellos auch für den Fall, daß zwischen Gas und Wasser Diffusionsgleichgewicht eingetreten ist, da letzteres darauf beruht, daß in der Zeiteinheit gleichviel Gas in entgegengesetzter Richtung die Flüssigkeitsoberfläche passiert. Dieser Gleichgewichtszustand, in dem praktisch Evasion und Invasion = 0 sind, hat nun für uns wenig Interesse.

Wir haben es ja bei dem assimilierenden *Helodea*-Sproß mit einem ständigen Ungleichgewicht zu tun. Normalerweise wird hier der Maximalwert der (direkt meßbaren) Evasion niemals erreicht, denn der würde eintreten, wenn die Interzellularluft völlig O_2-frei wäre, was nie zutrifft. Auch der Minimalwert tritt bei dem assimilierenden abgeschnittenen Sproß nicht ein, denn in diesem Falle würde gar kein Sauerstoff an die Interzellularen abgegeben werden, mithin auch den Gasdruck hier nicht erhöhen können. Für diesen Minimalwert, der gleichbedeutend mit dem Diffusionsgleichgewicht ist, gilt nun nach dem Henryschen Gesetz die Beziehung:

$$\alpha = \frac{p}{P}$$

worin α den Absorptionskoeffizient, p die Spannung des gelösten Gases, P die des ungelösten, in der Umgebung der Flüssigkeit befindlichen ist (bei der gleichen Temperatur).

Wenn auch eine experimentelle Prüfung der Frage nicht vorliegt, so dürfte doch wohl die Annahme berechtigt sein, daß die Größe der (direkt meßbaren) Evasion proportional der Abweichung von der Größe des Diffusionsgleichgewichts zu- und abnimmt. Stellen wir uns vor, das Diffusionsgleichgewicht $\frac{p}{P} = \alpha$ würde in der Richtung größerer Evasion plötzlich dadurch gestört, daß P um den Betrag x vermindert wird, so wird offenbar die Evasion proportional der Größe $p-(P-x)\,\alpha$ vergrößert werden.

Wir kehren nun zu unserer ursprünglichen Betrachtung zurück. Es gilt, wie wir sahen, zu erklären, weshalb bei schwacher Assimilation der Sauerstoffgehalt der Interzellularluft kleiner ist als bei starker.

Die Gasblasen, die infolge des im Innern herrschenden Überdrucks an der Schnittfläche abgegeben werden, werden zunächst natürlich prozentualiter nur wenig mehr Sauerstoff enthalten, als in

der Interzellularluft vor dem Assimilationsbeginn enthalten war. Es werden fortgesetzt Stickstoff und Kohlensäure mitgerissen. Würden die beiden Gase nicht wieder ersetzt werden, so müßte allerdings bald ein ausschließlich aus Sauerstoffblasen bestehender Strom entstehen. Wir sehen von der Kohlensäure ab, die nur zu einem geringen Prozentsatz vorhanden ist und vermöge ihres hohen Diffusionskoëffizienten schnell wieder ersetzt werden kann. Es ist klar, daß auch der Stickstoff ersetzt werden muß, sobald der Prozentgehalt des Stickstoffes in der Interzellularluft geringer wird, als der Spannung des im Wasser gelösten Stickstoffes entspricht.

Wie Pfeffer (1871, S. 52) mit Recht hervorgehoben hat, wird ein Ausgleich der Gase (d. h. eine Annäherung an die Zusammensetzung der Interzellularluft vor der Assimilation) umso vollständiger sein können, je langsamer die Blasenabgabe, je geringer also die Geschwindigkeit des interzellularen Gasstromes ist. — Steigt die Blasenzahl zu ansehnlicher Höhe, so wird pro Zeiteinheit sehr viel Stickstoff mitgerissen. Die Interzellularluft muß also stickstoffärmer werden und relativ mehr Sauerstoff enthalten. Je geringer die Stickstoffkonzentration wird, je mehr das Diffusionsgleichgewicht gestört wird, umso stärker wird andrerseits das Bestreben, den entfernten Stickstoff wieder zu ersetzen. Ein solcher Ersatz kann nur durch Evasion aus dem umgebenden Wasser erfolgen. Wir beobachten nun bald bei gleichbleibender Blasenabgabe ein konstantes Verhältnis zwischen N_2 und O_2, von dem Moment an nämlich, in welchem die in die Interzellularen durch Evasion aus dem umgebenden Wasser eintretende N_2-Menge ebenso groß ist als die in der gleichen Zeit mit dem Blasenstrom weggespülte. Bei starker Assimilation ist trotz des geringen Prozentgehalts an N_2 doch die absolute Menge des pro Zeiteinheit abgegebenen N_2 größer als bei schwacher. Das zeigt der gleich mitzuteilende Versuch. Nur unter diesen Bedingungen ist es auch möglich, daß eine Konstanz des Mengenverhältnisses $N_2 : O_2$ bei fortdauerndem Blasenstrom erzielt wird, da eine absolut größere Menge N_2 pro Zeiteinheit in die Interzellulare nur dann diffundieren kann, wenn das Diffusionsgefälle sich vergrößert.

Ein *Helodea*-Sproß wurde von zwei 20 cm entfernt stehenden Nernstlampen beleuchtet[1]). Die in 12 Minuten abgeschiedene Gas-

---

1) Bei diesem wie bei allen Versuchen wurde natürlich dafür gesorgt, daß durch die Lampe keine Erwärmung des Versuchswassers eintrat, die das Resultat hätte trüben

menge entsprach 146 Skalenteilen des Analysenapparats. Das Gas enthielt 60,3 % Stickstoff, entsprechend 88 Skalenteilen des Analysenapparats. Darauf wurde die eine Lampe gelöscht und nach einiger Zeit (20 Min.) das Gas wieder aufgefangen und analysiert. Diesmal wurde in 12 Min. eine 62,3 Skalenteilen entsprechende Menge ausgeschieden, deren Stickstoffgehalt 69,2 % betrug und 43,1 Skalenteile einnahm.

Wir sehen hieraus also: obwohl der Stickstoffgehalt bei Beleuchtung mit schwächerem Licht von 60,3 auf 69,4 % gestiegen ist, beträgt doch die absolute unter diesen Bedingungen abgegebene N_2-Menge nicht einmal die Hälfte der bei etwa doppelt so starker Beleuchtung abgegebenen.

Ein Rückschluß von dem N_2-Gehalt der abgegebenen Gasblasen auf den N_2-Gehalt der Interzellularluft und auf die Größe der N_2-Evasion in die Interzellularen ist nun, das muß noch betont werden, nur unter einer Voraussetzung möglich, die nicht immer verwirklicht ist. Es muß die Zusammensetzung der abgeschiedenen Gasblasen unter gleichen Bedingungen eine konstante sein. Das ist immer erst einige Zeit nach der Beleuchtung mit Licht von konstanter Intensität der Fall. War die Lichtintensität und somit die Blasenzahl pro Zeiteinheit vorher geringer, der N_2-Gehalt der Blasenluft also höher, so wird gleich nach Einsetzen der stärkeren Beleuchtung der N_2-Gehalt der Blasen begreiflicherweise nur um weniges geringer sein als vorher, allmählich aber bis zu einem konstanten Wert abnehmen. Die Konstanz ist erreicht, wenn durch Evasion in die Interzellularen immer ebensoviel ersetzt wird als an der Schnittfläche herausgespült wird. In unserem eben zitierten Versuch ist diese Gleichsetzung von Evasion des N_2 und Abgabe in den Gasblasen in beiden Fällen, bei höherer und geringerer Intensität, zulässig, wie aus folgendem erhellt. Bei der höheren Intensität wurden 2 Analysen in einem Abstand von 13 Minuten ausgeführt. Die erste (oben zitierte) ergab 69,2 % N_2, die zweite 69,4 %, also einen Wert, der sehr gut mit ersterem übereinstimmt. Ehe die erste Analyse ausgeführt wurde, war die Pflanze, wie oben angegeben, 20 Min. dem gleichen Licht exponiert worden. Diese Zeit reichte also zur Erzielung der Konstanz aus. Bei der

---

können. Die Küvette mit der Pflanze war eingesenkt in einem großen, etwa 20 l Wasser fassenden Glaskasten, in dem die Temperatur konstant gehalten wurde. Zur Kontrolle wurde die Pflanze öfter verdunkelt, wobei der Blasenstrom sofort aufhörte.

schwächeren Beleuchtung ergaben sich im Abstand von 18 Min. die Werte 60,6 und 60,3, die auch hinreichend übereinstimmen.

Es bedarf nun kaum noch der Erwähnung, daß nach Erzielung der Konstanz (aber auch nur dann) die absolute Menge des in den Gasblasen austretenden Sauerstoffs ein direkter Ausdruck für den in der gleichen Zeit an die Interzellularen abgegebenen ist. Ebenso selbstverständlich ist es aber, daß dieser Wert nicht der Assimilationsgröße gleichgesetzt werden darf. Wie schon hervorgehoben, wird ja ein Teil des Sauerstoffs an das umgebende Wasser abgegeben und dabei handelt es sich, wie die Analyse ergibt, um Mengen, die keineswegs vernachlässigt werden dürfen.

Die Methode, deren ich mich zu diesem Nachweis bediente, habe ich bereits an anderer Stelle (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 7, 1912, S. 784; vgl. auch V. Grafe, Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen, Berlin 1914, S. 109) kurz angegeben. Ich kann mich daher hier auf Mitteilung des nötigsten beschränken und tue das am besten an der Hand eines Versuchs. In eine 750 ccm Wasser fassende Küvette wurden sechs unverzweigte *Helodea*-Sprosse gebracht, die eine Gesamtlänge von 64 cm hatten. Die Sprosse hatten frische Schnittflächen, aus denen Blasenströme austraten; einer stellte im Verlauf des Versuchs die Blasenabgabe ein. Das Wasser war abgestandenes, kurz vor dem Versuch gut durchgeschütteltes Leitungswasser[1]). Die Oberfläche wurde mit Paraffinöl überdeckt, um das Herausdiffundieren von Sauerstoff aus dem Wasser in die Atmosphäre möglichst zu verhindern. Vor und nach dem Versuch wurden bestimmte Wassermengen (etwa 2×100 ccm) abgehebert und ihr Sauerstoffgehalt nach der Methode von L. W. Winkler (Ber. d. d. chem. Ges. 1888, Bd. 21, S. 2843) bestimmt. Der Versuch dauerte 5 Stunden (12^h mittags bis 5^h nachmittags); die Küvette war an einem Westfenster dem diffusen Tageslicht ausgesetzt. Der Himmel war grau bewölkt. Vor dem Versuch enthielt das Wasser pro 100 ccm 0,88 mg O, nach dem Versuch 1,41 mg. Es hat also eine Zunahme von 0,53 mg, auf den Endwert (= 1,41 mg) berechnet demnach von 37,6 $^0/_0$ stattgefunden. Die absolute Zunahme an O_2 in dem Wasser war somit 3,98 mg. Aus diesen und mehreren anderen Bestimmungen geht hervor, daß es sich um

1) Es ist in diesem Falle nicht möglich, 1 proz. Bikarbonatlösungen zu verwenden, da sich deren Sauerstoffgehalt mit der Winklerschen Methode (s. o.) nicht bestimmen läßt.

Werte handelt, die nicht vernachlässigt werden dürfen, wenn es darauf ankommt, die absolute Assimilationsgröße zu bestimmen. Angelstein ist daher im Unrecht, wenn er (1910, S. 35) meint, es scheide sich aller Sauerstoff in Blasenform aus, wenn das umgebende Wasser mit Sauerstoff gesättigt[1]) sei. Er sagt: „Bei einer intakten Pflanze herrscht im Innern ein hoher Druck, und damit steigt die Löslichkeit des Gases, so daß trotz der Sättigung des umgebenden Wassers ein Diffusionsgefälle herrscht. Bei einer angeschnittenen Pflanze dagegen, wie sie ja bei der Blasenzählmethode allein in Betracht kommt, herrscht im Innern der Pflanze kein wesentlich höherer Druck als außen, die Löslichkeit ist auf beiden Seiten die gleiche. Ist also das umgebende Wasser mit O_2 gesättigt, so ist das Diffusionsgefälle fast Null, aller abgespaltene Sauerstoff scheidet sich in Blasenform aus, und die Methode liefert gute Werte.“ Sehen wir einmal ganz davon ab, ob im Innern einer angeschnittenen Pflanze der Gasdruck dem Atmosphärendruck annähernd gleichgesetzt werden darf oder nicht, und nehmen wir ersteres an, so leuchtet ohne weiteres ein, daß auch dann die Bedingungen für ein Diffusionsgefälle (Invasion von O_2 in das umgebende Wasser) gegeben sein können, denn dieses hängt ja nicht vom Gesamtdruck der Interzellularluft, sondern vom Partialdruck des Sauerstoffes ab und ist auch bei schwacher Assimilation schon höher als in der Atmosphäre, mit der das Wasser im Diffusionsgleichgewicht steht. Das hat Angelstein anscheinend übersehen. — Alles das gilt indessen nur, wenn man annimmt, daß das direkt an die Interzellularen grenzende Imbibitionswasser denselben Gasgehalt hat wie das Wasser außerhalb der Pflanze. Daß das irrig ist, und daß somit Angelstein schon von falschen Prämissen ausgeht, geht aber aus der näheren Betrachtung der Versuchsbedingungen leicht hervor. Bei der Assimilation wird sich das Imbibitionswasser des Plasmas in der Umgebung der Chloroplasten sehr bald mit Sauerstoff sättigen. Damit ist gegenüber der Umgebung ein Ungleichgewicht geschaffen, und es tritt eine Diffusion nach den Orten geringerer O_2-Konzentration ein. So gelangt der O_2 auch an die die Interzellularen begrenzenden Membranen und wird hier an die Interzellularen abgegeben, sofern dort (was in der

1) Unter Sättigung kann man hier wohl nichts anderes verstehen als das Gleichgewicht des im Wasser gelösten Sauerstoffs mit dem der Atmosphäre, dessen Partialdruck $^1/_5$ Atm. beträgt.

Regel der Fall ist) der Partialdruck des Sauerstoffs so gering ist, daß die Bedingungen für eine Evasion gegeben sind. In gleicher Weise diffundiert aber der O_2 von den Produktionszentren aus nach allen anderen Richtungen, also auch in das umgebende Wasser. Oben (S. 472) wurde schon darauf hingewiesen, daß sich an der Oberfläche der Pflanze der Sauerstoff anreichern muß und hier leicht eine Übersättigung entstehen kann, namentlich bei starker Assimilation, wo die Produktion von O_2 im Verhältnis zu seiner Diffusionsgeschwindigkeit im Wasser sehr groß ist.

So erklärt sich die Zunahme des Sauerstoffs im Wasser, das (gegenüber der Atmosphäre) ursprünglich mit O_2 gesättigt ist. So erklärt es sich auch, daß selbst dann, wenn der O_2-Gehalt des Wassers durch Einleiten von O_2 erhöht und die Wasseroberfläche mit Paraffinöl bedeckt wird, im Wasser O_2-Zunahme beobachtet wird. Um das zu zeigen, leitete ich in eine mit abgestandenem Leitungswasser gefüllte Küvette $^3/_4$ Stunden lang aus einer Bombe Sauerstoff, in den letzten drei Minuten außerdem einen CO_2-Strom, brachte dann sechs *Helodea*-Sprosse von 61,5 cm Gesamtlänge hinein und schloß die Oberfläche mit Paraffinöl ab. Das Wasser enthielt vor dem Versuch 2,78 mg O_2 pro 100 ccm (= 1,964 ccm O bei der Versuchstemperatur von 15° und 760 mm Druck). Nach 5-stündiger Versuchsdauer im diffusen Tageslicht, während der die Sprosse alle aus der Schnittfläche Gasströme abgegeben hatten, enthielt das Wasser 2,93 mg O_2 (pro 100 ccm), die absolute Gesamtzunahme betrug 0,74 mg (= 0,525 ccm bei 15° und 760 mm Druck).

Anhangsweise sei noch erwähnt, daß auch in Wasser, das nicht mit Paraffinöl bedeckt ist, an dessen Oberfläche also ein Diffusionsausgleich stattfinden kann, eine deutliche O_2-Zunahme festzustellen ist, wenn *Helodea*-Sprosse, die an ihren Schnittflächen Gasblasen abgeben, darin assimilieren. Das rührt daher, daß die Diffusion des O_2 nach der Oberfläche sehr langsam vor sich geht, so daß der Ausgleich noch nicht stattgefunden hat, wenn man am Ende des Versuchs Wasser abhebert und den O_2-Gehalt bestimmt.

Man könnte vielleicht daran denken, daß man durch das Zählen und die Volumbestimmung der ausgeschiedenen Blasen einen völlig exakten Ausdruck der Assimilationsgröße bekommen müßte, wenn man dem vom Stickstoff völlig befreiten Versuchswasser so viel Sauerstoff zuführen würde, als es unter den gegebenen Temperatur- und Druck-

verhältnissen zu fassen vermag[1]). Daneben müßte natürlich für eine ausreichende Kohlensäuremenge gesorgt sein. Das Versuchswasser wäre in einer eine konstante Menge CO_2 enthaltenden Sauerstoffatmosphäre aufzubewahren. Auch durch diese Versuchsanordnung kann indessen das Ziel nicht völlig erreicht werden, wie folgende Überlegung zeigt. Damit sich ein Blasenstrom entwickeln kann, muß im Innern der Pflanze (Interzellularsystem) ein Überdruck herrschen, der groß genug ist, um die der Blasenabgabe entgegenstehenden Widerstände zu überwinden (näheres hierüber s. Abschn. 3 dieser Arbeit, S. 493). Angenommen nun, die Interzellularen enthalten reinen Sauerstoff, und das Versuchswasser stehe unter Atmosphärendruck. Der Gasstrom wird sich erst dann entwickeln, wenn in den Interzellularen ein etwas höherer als Atmosphärendruck herrscht. Nun ist nach dem Henryschen Gesetz bekanntlich die Gasmenge, welche sich bei gegebener Temperatur in der Volumeinheit einer Flüssigkeit lösen kann, dem Drucke des ungelöst bleibenden Gases proportional. Erhöht sich also der Druck des Sauerstoffs in den Interzellularen, so muß auch das die Pflanze umgebende Wasser Sauerstoff absorbieren, woraus eben folgt, daß tatsächlich nicht der gesamte bei der Assimilation produzierte Sauerstoff in die Interzellularen, sondern ein, wenn auch kleiner Teil davon an das Wasser abgegeben wird. Daran zwar, daß bei dieser praktisch allerdings nicht einfach durchzuführenden Versuchsanordnung genauere Resultate erzielt werden als mit der gewöhnlichen Zählmethode, besteht kein Zweifel.

Fassen wir kurz zusammen, was sich aus diesem Abschnitt für die praktische Verwendbarkeit der Gasblasenmethode als quantitativer Methode ergibt: Unbestritten ist der Satz, daß Zu- und Abnahme der Blasenzahl unter völlig konstanten Außenbedingungen Zu- und Abnahme der Assimilationsgröße bedeutet. Beide Größen verändern sich aber nicht proportional, da der Sauerstoffgehalt der Gasblasen bei starkem Blasenstrom größer ist als bei schwachem. Nachdem sich gezeigt hat, daß diese Schwankungen des O_2-Gehalts sehr beträchtliche sind, müssen wir schließen, daß die Blasenzählung als relativer Maßstab für die Assimilationsgröße nur innerhalb sehr enger Grenzen brauchbar ist. Man kommt der Wahrheit näher, wenn man den O_2-Gehalt der Gasblasen be-

[1]) Eine Übersättigung muß natürlich peinlichst vermieden werden, da dadurch ein „physikalischer“ Blasenstrom erzeugt wird.

rücksichtigt, diese also analysiert. Auch dann dürften sich aber keine exakten Vergleichswerte ergeben; da nämlich der direkt an das Wasser abgegebene Sauerstoff bei ruhigem Wasser nur langsam wegdiffundiert, so wird jedenfalls bei starker Assimilation verhältnismäßig mehr Sauerstoff an die Interzellularen abgegeben als bei schwacher[1]).

Um die absolute Größe der Assimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten kennen zu lernen, ist es nötig

1. das Volumen der in der Zeiteinheit in Blasenform abgeschiedenen Gasmengen und deren Sauerstoffgehalt zu kennen. Bleibt die Lichtintensität konstant, so bleibt auch die Blasenzahl und der Sauerstoffgehalt konstant, es ist also nicht nötig, die gesamte während der Versuchszeit abgegebene Gasmenge zu analysieren, sondern man kann sich mit Stichproben begnügen. Wesentlich ist, wie wir oben sahen, daß die erste Analyse nicht sofort nach Beginn des Versuchs ausgeführt wird;
2. ist die Sauerstoffzunahme des Wassers in der oben angegebenen Weise titrimetrisch zu bestimmen.

2. Der Einfluß der Wasserbewegung auf die Blasenabgabe.

Über den Einfluß der Wasserbewegung auf die Blasenabgabe gibt es in der Literatur Angaben, die völlig miteinander in Widerspruch zu stehen scheinen. So geben Darwin u. Pertz (1896) an, daß unter diesen Bedingungen der Blasenstrom beschleunigt wird, während Nathansohn (1907) die Beobachtung mitteilt, „daß das Überleiten einer Lösung über ein Objekt mit nicht allzu lebhafter Blasenausscheidung diese gänzlich zum Stillstand bringt". Ehe ich zur Erklärung dieses scheinbaren Widerspruchs übergehe, will ich einige eigene Beobachtungen mitteilen.

Wenn man *Helodea*-Sprosse in einer 1proz. Kaliumbikarbonatlösung, die in der üblichen Weise mit abgestandenem destilliertem Wasser hergestellt ist, assimilieren läßt und die Lösung umrührt oder, was auf das gleiche hinauskommt, die Pflanze bewegt, so hört entweder der Blasenstrom momentan auf, um alsbald wieder — zunächst in langsamerem Tempo — einzusetzen, oder er wird vorübergehend stark verlangsamt.

---

1) Das gilt allerdings zunächst nur für völlig ruhiges Wasser; auf den Einfluß der Wasserbewegung komme ich im folgenden Abschnitt zu sprechen.

Alle Versuche wurden mit *Helodea canadensis* gemacht, in diffusem, während der kurzen Versuchszeit praktisch konstantem Tageslicht.

Versuch 1. 20 Blasen in 6,8 Sekunden. Wasser mit Glasstab etwas bewegt. Der Blasenstrom hört einige Sekunden auf. Sofort nach Wiederbeginn werden die aufeinanderfolgenden Zeiten, in denen 20 Blasen aufsteigen, gemessen. Es ergibt sich:

15,4 9,5 8,5 7,4 6,8 6,9 7,0 6,8 Sek.

Das Wasser wird jetzt wieder bewegt, worauf der Blasenstrom wieder einige Sekunden aufhört. Nach Wiederbeginn ergaben sich folgende Zeitwerte:

14,8 9,6 8,4 7,4 6,8

Nochmals Bewegung des Wassers. Nach Wiederbeginn des Blasenstroms:

14,2 8,5 7,6 7,2 7,0 6,8

Versuch 2. 20 Blasen in 10,1 Sekunden. Wasser bewegt. Blasenstrom setzt 1,5 Sekunden aus, nach Wiederbeginn ergeben sich pro 20 Blasen folgende Zeiten:

14,9 11,5 10,6 10,1 10,2

Wasser bewegt. 1,6 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:
16,0 11,6 10,9 10,9 10,4 10,3

Wasser bewegt. 1,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:
15,2 11,3 10,7 10,6 10,2 10,4

Versuch 3. 10 Blasen in 18,1 Sekunden. Wasser bewegt. 3,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

23,0 18,6 18,1 18,0

Wasser bewegt. 6 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:
22,4 18,7 17,9 18,0

Wasser bewegt. 5,2 Sekunden. Keine Blasenabgabe. Dann:
23,2 19,2 18,5 18,5 18,5

Wasser bewegt. 3,5 Sekunden. Keine Blasenabgabe. Dann:
24,0 20,0 19,1 18,4 18,2 18,5

Versuch 4. 10 Blasen in 16,0 Sekunden. Wasser bewegt. 4,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

22,5 17,5 16,5 16,1 16,6

Versuch 5. 20 Blasen in 10,5 Sekunden. Wasser bewegt. 1,9 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

14,0 11,5 10,7 10,5

Wasser bewegt. 1,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

15,9 11,0 10,2 10,2

Versuch 6. 20 Blasen in 5,5 Sekunden. Wasser bewegt. 23,2 Sekunden keine Blasen. Dann:

8,8 7,2 7,0 6,2 6,2 5,5 5,6

Wasser bewegt. 21,9 Sekunden keine Blasen. Dann:

8,5 7,2 6,2 6,2 5,7 5,6 5,7

Wasser bewegt. 21,5 Sekunden keine Blasen. Dann:

8,4 6,5 6,0 5,7 5,9 5,5 5,6

Versuch 7. 10 Blasen in 11,2 Sekunden. Wasser bewegt. 6,5 Sekunden keine Blasen. Dann:

17,0 13,3 11,7 11,2 10,8 11,2

Wasser bewegt. 8,5 Sekunden keine Blasen. Dann:

18,0 13,8 13,0 12,5 12,1 13,1 11,5 11,6 12,0

Versuch 8. 20 Blasen in 4,9 Sekunden. Wasser bewegt. Der Blasenstrom wird nicht deutlich unterbrochen, jedoch verlangsamt:

8,6 5,3 5,2 5,0 4,9

Wasser bewegt:

8,4 5,4 5,2 5,0

Wasser bewegt:

8,8 5,4 4,9

Versuch 9. 10 Blasen in 11,2 Sekunden. Wasser bewegt. 4,6 Sekunden keine Blasen. Dann:

12,5 11,2 10,9 11,1 10,9

Wasser bewegt. 7,0 Sekunden. Keine Blasen. Dann:

12,7 11,9 11,4 11,3 11,2 11,2

Versuch 10. Anstatt der $KHCO_3$-Lösung wurde abgestandenes Leitungswasser genommen. 20 Blasen in 9,2 Sekunden. Wasser bewegt. 2,1 Sekunden keine Blasen. Dann:

12 4 9,7 9,2 9,1 9,2

Wasser bewegt. 2,8 Sekunden keine Blasen. Dann:
11,4 9,6 9,1

Wasser bewegt. 3,8 Sekunden keine Blasen. Dann:
10,9 9,8 9,1 9,1

Die mitgeteilten und viele andere in derselben Weise durchgeführten Versuche stehen also in Einklang mit der Angabe von Nathansohn und führten zu einem gegenteiligen Ergebnis wie die Beobachtungen von Darwin und Pertz. Die Richtigkeit der letzteren will ich damit durchaus nicht in Zweifel ziehn; wir werden gleich sehen, wie sich der Widerspruch aufklärt.

Was zunächst die Deutung meiner Versuche anlangt, so dürfte folgende Erklärung den Tatsachen gerecht werden. Es ist schon mehrfach hervorgehoben worden, daß bei der Assimilation der Sauerstoff nur zum Teil in die Interzellularen, zum andern Teil in das umgebende Wasser abgegeben wird, und daß wegen der im ruhigen Wasser langsam vor sich gehenden Diffusion die Oberfläche der Pflanze von einer mit Sauerstoff gesättigten oder übersättigten Wasserschicht überzogen sein muß. Durch die Wasserbewegung wird nun diese Schicht weggespült und durch O_2-ärmeres Wasser ersetzt. Das hat zweierlei Konsequenzen: Einmal wird momentan von dem bei der Assimilation entstehenden O_2 verhältnismäßig mehr nach außen, weniger nach den Interzellularen abgegeben. Zweitens wird von dem unter ziemlich hohem Partiärdruck stehenden O_2 der Interzellularen etwas nach außen diffundieren. Beide Momente wirken dahin, daß der Gesamtdruck der Interzellularluft erniedrigt wird, und das führt vorübergehend zum Aussetzen bezw. Verlangsamen des Blasenstroms.

Gleichzeitig werden nun durch die Wasserbewegung Bedingungen geschaffen, die gerade im entgegengesetzten Sinne wirken, den Gasblasenstrom also zu beschleunigen trachten. Wenn letzterer tatsächlich zeitweise verlangsamt wird, so rührt das nur daher, daß die verlangsamenden Faktoren die beschleunigenden überwiegen. Indem das die Oberfläche der Pflanze umgebende Wasser ersetzt wird, wird hier der O_2-Gehalt zwar herabgemindert, der CO_2-Gehalt aber erhöht. Damit wird die Assimilation und vielleicht auch der CO_2-Gehalt der Interzellularen gesteigert. Diese beiden Momente bewirken also Erhöhung des Interzellulardrucks. Wie es kommt, daß dennoch eine Unterbrechung oder Verlangsamung des Blasenstroms resultiert, ist leicht verständlich. Die Diffusions-

geschwindigkeit der CO_2 im Wasser ist ungleich viel größer (vgl. S. 473) als die des Sauerstoffs. Infolgedessen wird die verbrauchte CO_2 immer sehr schnell wieder aus dem umgebenden Wasser ersetzt werden. Auch der in den im 1. Abschnitt mitgeteilten Analysen gefundene CO_2-Gehalt der Interzellularen beweist, daß an CO_2 kein Mangel herrscht. Wenn also die Assimilation nicht sehr intensiv ist, so wird unter den Versuchsbedingungen der bei Bewegung des Wassers stattfindende CO_2-Ersatz und die damit zusammenhängenden Erscheinungen keine Rolle spielen, die irgendwie ins Gewicht fällt.

Es muß noch hervorgehoben werden, daß in allen obigen Versuchen der Blasenstrom sofort zum Stillstand kam, wenn die Pflanze verdunkelt wurde. Es handelte sich also immer um einen durch die Assimilation hervorgerufenen Gasstrom.

Den gegenteiligen Effekt wie in obigen Versuchen, also Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit bei Bewegung des Wassers, erzielt man mit Sicherheit, wenn man frisches Leitungswasser wählt. Folgende Beispiele mögen das erläutern:

Versuch 11. 20 Blasen in 10,7 Sekunden. Wasser bewegt; jetzt 20 Blasen in:

6,2 6,4 7,3 8,3 9,5 9,8 10,5 10,7 10,7 Sekunden.

Wasser bewegt:

5,7 6,2 7,2 8,0 8,4 8,7 9,8 9,5 9,5 10,1 10,5 10,5

Wasser bewegt:

6,0 6,3 7,5 7,5 8,7 9,2 9,3 10,7 10,7

Versuch 12. 20 Blasen in 13,0 Sekunden. Wasser bewegt:

8,5 10,0 11,4 12,6 13,0

Wasser bewegt:

9,8 12,2 13,1

Versuch 13. 20 Blasen in 10.2 Sekunden. Wasser bewegt:

7,8 9,4 10,5

Versuch 14. 10 Blasen in 10,7 Sekunden. Wasser bewegt:

8,5 9,5 9,6 9,6 9,9 10,8

Wasser bewegt:

8,2 8,9 9,5 9,5 9,9 9,9 (Licht ist etwas stärker geworden).

Wasser bewegt:

6,0 7,9 8,3 8,4 9,2 9,3 9,5

Versuch 15. 20 Blasen in 10,2 Sekunden. Wasser bewegt:
8,4 9,1 9,5 9,8 10,3 10,2
Wasser bewegt:
7,3 8,9 9,4 10,1 10,1
Wasser bewegt:
8,0 8,6 9,6 9,9 10,3 10,0 10,2
Wasser bewegt:
7,5 8,0 9,3 9,9 10,1 10,2

Für die Versuche 10—15 ist charakteristisch, daß nach Verdunkelung der Blasenstrom nicht gleich aufhört, sondern nur verlangsamt wird und erst nach mehr oder weniger langer Zeit zum Stillstand kommt. Hier liegt also kein reiner „Assimilationsstrom“ vor, und darin liegt auch der Grund dafür, daß der Blasenstrom nach Bewegung des Wassers nicht, wie im Versuch 1—9 verlangsamt, sondern beschleunigt wird. Die Erklärung liegt auf rein physikalischem Gebiet. Das frische Leitungswasser pflegt sich im Zimmer sehr bald mit Gasen zu übersättigen, da seine Temperatur meist beträchtlich geringer ist als die Zimmertemperatur. Eine Folge davon ist, daß sich an den Gefäßwänden und an der Oberfläche der Pflanze Gasblasen abscheiden; eine weitere die, daß die ursprünglich (bei Einbringen der Pflanze in das Wasser) unter Atmosphärendruck stehende Interzellularluft einen Zuwachs aus dem umgebenden Wasser erfährt, da dessen Gasspannung höher ist als dem Atmosphärendruck entspricht. Dieser Druckzuwachs der Interzellularluft bedingt eine gesteigerte Gasabgabe an der Schnittfläche, und da dadurch der Innendruck wieder vermindert wird, muß von neuem aus dem Wasser an die Interzellularen Gas abgegeben werden. So wird ohne Mitwirkung des Lichts der Gasblasenstrom zustande kommen können, wie das namentlich seit Devaux' Untersuchungen bekannt ist.

Überläßt man die Pflanze im Dunkeln ruhig sich selbst, so wird dieser Blasenstrom allmählich schwächer und hört schließlich auf[1]. Die Zeit, nach der das auftritt, hängt naturgemäß in erster

[1] Es ist sehr wohl möglich, daß in stark übersättigtem Wasser der Blasenstrom im Dunkeln sehr lange anhält. Die Beobachtung Van Tieghems (1869), daß dies mehrere Stunden dauern kann, ist wohl so zu erklären. Jedenfalls ist Pantanelli (1904, S. 168) im Unrecht, wenn er meint, daß diese Angabe gewiß auf einer Täuschung beruhe. Zwar hat Van Tieghem seinen längere Zeit dem direkten Sonnenlicht ausgesetzten Pflanzen eine Wasserkühlung vorgeschaltet, es ist jedoch bei der Art der Versuchsanstellung in

Linie davon ab, wie stark das Wasser übersättigt ist. Durch denselben Faktor wird auch bestimmt, um wieviel die tatsächliche Blasenabgabe diejenige übertrifft, die dem reinen Assimilationsstrom entsprechen würde.

Indem nun das in dem übersättigten Wasser befindliche Gas die Pflanze passiert und in die Interzellularen abgegeben wird, muß sich der Gasgehalt des Wassers in der direkten Umgebung der Pflanze gegenüber weiter entfernten Wassergebieten vermindern, da der Diffusionsnachschub im Wasser nicht so schnell vor sich geht, als daß sofort Ausgleich geschaffen würde. Der Umstand, daß es bei Anwendung größerer Wassermengen ziemlich lange dauert, bis der Punkt erreicht ist, wo der abgegebene Blasenstrom ein reiner Assimilationsstrom ist, beweist immerhin, daß die Diffusion ausreicht, um das Wasser in der direkten Umgebung der Pflanze im übersättigten Zustande zu erhalten, wenn auch hier, wie gesagt, die Übersättigung geringer ist als in weiterer Entfernung von der Pflanze. Eine Bewegung des Wassers ruft nun eine plötzliche Störung dieses Zustands hervor. Wie ohne weiteres ersichtlich, wird dadurch stärker übersättigtes Wasser in die direkte Umgebung der Pflanze gebracht, das schwächer übersättigte weggespült bezw. mit dem andern gemischt. Das muß eine Erhöhung des Blasenstroms zur Folge haben, die auch tatsächlich beobachtet wird.

Genau so wie bei Versuch 1—9 müssen unter diesen Bedingungen der CO_2-Gehalt und damit auch die Assimilation ein wenig erhöht werden. Dieser Einfluß addiert sich hier zu ersterem, er spielt ihm gegenüber aber wohl nur eine sehr geringe Rolle.

Wenn wir die erwähnten Versuche von Darwin und Pertz mit Rücksicht auf diese Erörterungen ansehen, so werden wir, ohne fehlzugehen, annehmen dürfen, daß sie mit übersättigtem Wasser angestellt worden sind. In der Tat geben D. u. P auch bei den meisten Versuchen an, daß sie frisches Leitungswasser verwendet haben. Da wo abgestandenes Wasser benutzt wurde, war eben vermutlich die Übersättigung noch nicht gewichen, oder es spielen Temperaturveränderungen mit, die sie von neuem herbeigeführt hat. Es ist ja klar, daß man denselben Effekt erzielen muß, wenn man ge-(aber nicht über-) sättigtes Wasser nimmt, das man etwas erwärmt. Ich habe auch unter diesen Bedingungen Versuche ge-

---

hohem Grade zweifelhaft, ob diese ausgereicht hat, einer Temperatursteigerung vorzubeugen.

macht, die ganz der Erwartung entsprechend ausgefallen sind. In praktischer Beziehung erhellt daraus zugleich, daß man bei den Versuchen mit peinlichster Sorgfalt darauf achten muß, daß sich die Temperatur des Versuchswassers konstant hält. Schon eine Erwärmung um 0,2° pflegt die Gleichmäßigkeit der Resultate zu beeinflussen.

Darwin und Pertz geben auch bereits der Meinung Ausdruck, daß die von ihnen beobachtete Erscheinung ein rein physikalisches Phänomen ist und führen als Beweis dafür an, daß man bei Pflanzen, die im Dunkeln die Blasenabgabe eingestellt haben, wieder einen Blasenstrom erzeugen kann, wenn man das Wasser bewegt. Solche Versuche gelingen in der Tat ohne Schwierigkeit, wenn das Wasser mit Gasen übersättigt ist. Auch die Annahme von Darwin und Pertz, daß es sich um Diffusionsvorgänge handelt, ist ganz richtig; wie sie sich das im einzelnen vorstellen, geben sie allerdings nicht näher an.

Ich kann noch hinzufügen, daß man die Erscheinung auch bei abgetöteten Pflanzen beobachten kann, wenn man z. B. Wasser wählt, in das längere Zeit aus einer Bombe Kohlensäure eingeleitet worden ist[1]. Unter diesen Bedingungen kann bei der lebenden Pflanze der „physikalische Blasenstrom" so stark sein, daß der Assimilationsstrom demgegenüber fast verschwindet und man im Hellen und Dunkeln nur geringe Unterschiede der Blasenzahl beobachtet[2]. In einem Versuch, im welchem das Wasser mit CO_2 stark angereichert und mit Paraffinöl überdeckt[3], die Pflanze durch Zugabe einiger Sublimatkristalle abgetötet war, habe ich den „physikalischen Blasenstrom" volle 15 Tage beobachten können. Bei jedesmaliger Bewegung des Wassers trat Verstärkung des Stromes ein; gegen Ende der Versuchszeit wurde er langsamer und hörte schließlich auf; auch dann war es während einiger Zeit noch möglich, ihn wieder hervorzurufen, wenn das Wasser bewegt wurde.

1) Ähnliche Beobachtungen hat schon Van Tieghem (1869, S. 531) gemacht.

2) Es ist möglich, daß der hohe CO_2-Gehalt des Wassers eine narkotische Wirkung auf die Pflanze ausübt und die Assimilation hemmt. Aus den vorliegenden, ziemlich zahlreichen Untersuchungen über den Einfluß verschiedener CO_2-Spannung auf die Assimilation geht jedenfalls hervor, daß die letztere mit zunehmendem CO_2-Gehalt zuerst ansteigt, dann aber wieder sinkt.

3) Obwohl Paraffinöl Kohlensäure absorbiert, bildet es doch einen ganz guten Abschluß, da die Absorption sehr langsam vor sich geht.

Die Pflanze hatte schon wenige Tage nach der Vergiftung völlig bleiches Aussehen angenommen.

Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob die obige Erklärung ausreicht, um in diesem besonderem Falle die auffallend lange Gasabgabe restlos zu erklären. Vielleicht spielen hier noch besondere Tatsachen mit, die sich noch nicht übersehen lassen. Mit dem zuletzt von Ohno (1910) und Ursprung (1912) näher behandelten Phänomen der Gasausscheidung aus Blättern hat die Erscheinung jedenfalls nichts zu tun, da die Versuchsbedingungen dort völlig andere sind.

Für die Praxis ergibt sich aus dem Versuch die Lehre, daß man mit dem Einleiten von Kohlensäure in das Versuchswasser sehr vorsichtig sein muß, wenn es sich darum handelt, zu demonstrieren, daß der Assimilationsstrom im Dunkeln aufhört. Vorsichtiges Einblasen von CO_2-reicher Luft schadet zwar nichts, ist im Gegenteil, wenn CO_2-armes Wasser vorliegt, förderlich, längeres Einleiten von CO_2, etwa aus einer Bombe, muß aber vermieden werden.

Daß sich die Gasblasenmethode für die Untersuchung des Einflusses hoher CO_2-Spannungen auf die Assimilation wenig eignet, dürfte aus dem Gesagten ohne weiteres hervorgehen. Das läßt sich auch aus den Angaben Pantanellis (1904) ersehen, der sich der Methode zu diesem Zwecke bediente. Pantanelli hat u. a. auch festgestellt, daß bei starker CO_2-Zufuhr die ausgeschiedenen Blasen prozentualiter sehr viel CO_2 enthalten. Er teilt trotzdem einige Versuchsreihen mit, in denen es „unter Vornahme gewisser Maßregeln gelang, schöne Kurven der CO_2-Einwirkung bei verschiedener Lichtintensität zu gewinnen, ehe der physikalische Strom in Tätigkeit trat (S. 194).“ Welche Maßregeln das sind, wird leider nicht angegeben. Nach meinen Erfahrungen erscheint es mir sehr zweifelhaft, ob es möglich ist, mit *Helodea*-Sprossen in kohlensäurereichem Wasser zu arbeiten, ehe der physikalische Strom in Tätigkeit tritt. Angaben darüber, wann das geschieht, werden nicht gemacht. Infolge der sehr schnellen Diffusion der Kohlensäure tritt letzterer jedenfalls sehr bald ein. — Übrigens ist es auch Pantanelli aufgefallen, daß durch Stöße (beim Verdunkeln usw.), also durch Bewegung der Pflanze oder des Wassers der Blasenstrom bei starkem CO_2-Gehalt erhöht wird. Er vermutet, daß dies durch „Aufrühren der eingeschlossenen Gase“ bewirkt wird (S. 197). Diese Vermutung erledigt sich wohl durch die

obigen Erörterungen (S. 486 dieser Arbeit). Aus der Bemerkung geht zugleich hervor, daß Pantanelli mit Pflanzen gearbeitet hat, die im Dunkeln den Blasenstrom nicht eingestellt haben.

Es soll mit dem Vorstehenden nicht gesagt sein, daß die Gasblasenmethode für das Studium des Einflusses der CO_2-Konzentration auf die Assimilation unter allen Umständen untauglich sei. Wenn es sich um eine konstante CO_2-Menge im Versuchswasser handelt, so kann der physikalische Strom als konstanter Faktor eingesetzt werden und die gefundenen Werte sind untereinander vergleichbar. Zu vermeiden ist dabei allerdings jede Erschütterung der Pflanze, die bei Entfernung und Annäherung an die Lichtquelle kaum zu umgehen ist. Wenn die Wirkung verschiedener CO_2-Konzentrationen verglichen werden sollen, so kann der physikalische Strom natürlich nicht als Konstante gesetzt werden. In diesem Falle muß er mindestens für jede Konzentration ermittelt und als Korrektur angebracht werden, was Pantanelli versäumt hat.

3. Die Unterbrechung des Blasenstroms durch zeitweilige Verdunkelung und der Wiederbeginn desselben.

Wenn man den Blasenstrom eines assimilierenden *Helodea*-Sprosses durch plötzliche Verdunkelung unterbricht und nach einiger Zeit mit derselben Lichtintensität wieder beleuchtet, so setzt die Blasenabgabe nicht sofort wieder ein. Der Wiederbeginn erfolgt vielmehr um so später, je länger die vorübergehende Verdunkelung ist. Voraussetzung dabei ist natürlich, daß der Blasenstrom am Licht ein reiner Assimilationsstrom ist, der bei Verdunkelung sofort zum Stillstand kommt. Ehe ich versuche, die Erscheinung zu erklären, will ich einen Teil der Versuche mitteilen, die obigen Satz beweisen. Da sie alle übereinstimmend ausfielen, sehe ich von einer Wiedergabe sämtlicher Protokolle ab.

Als Lichtquelle diente bei Versuchen, die nur kurze Zeit dauerten, das diffuse Tageslicht, sofern es sich als gleichmäßig genug erwies, also nur dann, wenn der Himmel völlig wolkenfrei oder von einem gleichmäßigen Wolkenschleier bedeckt war. Als beste Kontrolle für die Konstanz des Lichtes diente die Blasenzahl selbst, die häufig kontrolliert wurde. Außerdem verwandte ich zwei Auerbrenner. Um die infolge der Schwankungen des Gasdrucks eintretenden Intensitätsänderungen des Lichts auszuschalten,

war den Brennern ein Gasdruckregulator (nach Moitessier) vorgeschaltet, der die Lichtschwankungen praktisch völlig ausgleicht. Einer Erwärmung des Versuchswassers war natürlich durch geeignete Kühlung vorgebeugt. Versuchsobjekt war *Helodea canadensis*.

Versuch 1. 20 Blasen in 4,8 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	20[1]	20	80	180	300	600
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	4,1	4,0	9	13,2	17,2	25,8

Versuch 2. 20 Blasen in 5,4 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	20	20	40	40	80	300	300	600
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	8	8,2	13,2	13,0	18,2	60,0	61,0	93,5

Versuch 3. 20 Blasen in 8,0 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	15	15	30	30	60	60	30	120	15	15	15
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	12,6	12,6	21,5	20,7	35,5	33,2	20,3	51,2	12,2	11,6	11,8

Versuch 4. 20 Blasen in 6,5 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	15	15	30	30	30	15	30	60	60
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	10,2	10,2	17,7	18,2	18,5	10,8	17,2	28,6	27,9

1) Aus Gründen, die erst im folgenden auseinandergesetzt werden können, sind die Werte für die Zeiten des Wiederbeginns des Gasstroms nur dann direkt miteinander vergleichbar, wenn der Sproß zwischen den einzelnen Dunkelperioden mehrere (mindestens 3) Minuten normal assimiliert.

Versuch 5. 20 Blasen in 16,2 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	30	60	60	60	30	120	30	120	30	120
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	6,2	9,6	9,8	10,0	6,1	14,2	5,9	14,5	6,1	15,0

Versuch 6. 20 Blasen in 8,5 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	30	30	60	960	30	3600
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbeleuchtung; in Sekunden	6,5	6,9	11,5	73,5	6,5	139,5

Versuch 7. 20 Blasen in 6,7 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	30	120	30	240	30	480	30	30	960	30	30	1920	30	30	60
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung	14,5	38,6	14,5	72,4	15,0	110,8	15,7	15,1	164,0	15,8	15,5	213,5	16,5	16,3	25,4

Aus diesen Versuchen geht, wie oben bemerkt, hervor, daß der Beginn der Gasblasenabgabe nach Beleuchtung um so später einsetzt, je länger die vorausgehende Verdunkelung war. Die nähere Durchsicht der Zahlen zeigt zugleich, daß keineswegs eine Proportionalität zwischen der Dauer der Verdunkelung und der Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms besteht. Letztere ist vielmehr relativ um so kürzer, je länger die vorausgehende Dunkelperiode gewesen ist. Es scheint, als nähern sich die Werte der Reihe II langsam einer konstanten Größe, die bei einer gewissen, ziemlich langen Dauer der vorausgehenden Verdunkelung erreicht wird, so daß dann eine weitere Verlängerung dieser Verdunkelungszeit ohne Einfluß auf die Zeit des Wiederbeginns des Gasstroms wäre. Ich habe versucht, die Verdunkelungszeit, bei der dieser maximale Wert für die Zeit des Wiederbeginns erreicht ist, festzustellen, bin dabei aber leider auf bisher unüberwindliche Schwierigkeiten gestoßen. Nach zwei Stunden ist sie sicher noch nicht erreicht. Wenn man die Versuche längere Zeit fortsetzt und lange

Dunkelperioden zwischenschaltet, so zeigt sich nur zu oft, daß die Pflanze schließlich pro Zeiteinheit nicht mehr die gleiche Zahl Gasblasen abgibt wie zu Beginn des Versuchs; die gewonnenen Zeitwerte lassen sich also nicht mehr vergleichen. Sehr leicht verändert sich unter diesen Umständen die Größe der Blasen, was auf eine, durch irgendwelche unkontrollierbaren Einflüsse hervorgerufene Veränderung der Schnittfläche hindeutet.

Zur Erklärung der Erscheinung gehen wir von folgender einfacher Betrachtung aus. Damit an der Schnittfläche Blasen abgegeben werden, muß sich die Interzellularluft unter Überdruck befinden, denn es müssen erstens die Reibungswiderstände, die dem Blasenaustritt entgegenstehen, überwunden werden, zweitens das Gewicht der kapillaren Wassersäule, die an der Schnittfläche in die Interzellularkanäle eindringt, wenn innen Atmosphärendruck herrscht, drittens der Druck der über der Schnittfläche befindlichen Wassersäule, der naturgemäß um so größer ist, je tiefer die Schnittfläche unter dem Wasserspiegel liegt. Die beiden letzteren Größen lassen sich leicht berechnen. Wir bezeichnen die Entfernung der Schnittfläche des *Helodea*-Sprosses von der Wasseroberfläche mit h, den Radius des kapillaren Interzellulargangs, aus dem die Gasblasen austreten, mit r, den Atmosphärendruck mit P, den Druck in den Interzellulargängen mit P′ und das spezifische Gewicht das Wassers mit s. Dann gilt folgende Beziehung:

$$P \cdot r^2 \pi + h\,s\,r^2 \pi + \frac{2\,\alpha}{s \cdot r} \cdot s \cdot r^2 \pi = P' \cdot r^2 \pi,$$

worin $h\,s\,r^2 \pi$ das Gewicht des über der Kapillaröffnung liegenden Wasserzylinders ist, $\frac{2\,\alpha}{s \cdot r} \cdot s \cdot r^2 \pi$ das Gewicht des in den Interzellulargang infolge der Kapillarität eingedrungenen Wasserzylinders. In letzterem Ausdruck ist α eine Konstante, die gewöhnlich Oberflächenspannung genannt wird: der Ausdruck $\frac{2\,\alpha}{s}$ wird auch als a^2 bezeichnet, und diese Größe ist die Kapillaritätskonstante oder spezifische Kohäsion. Sie ist definitionsgemäß die Steighöhe einer gegebenen Flüssigkeit in einer Röhre vom inneren Durchmesser 1. Nach dem Gesetz von Jurin ist nun die Steighöhe einer Flüssigkeit in einer Kapillarröhre dem Radius der letzteren umgekehrt proportional. In unserem Falle hätten wir also für die Steighöhe zu setzen $\frac{a^2}{r} = \frac{2\,\alpha}{s \cdot r}$ und das Gewicht des kapillar aufgesaugten

Zylinders wäre $\frac{2\alpha}{s \cdot r} \cdot s \cdot r^2 \pi = 2\alpha \cdot r \pi$. Aus obiger Gleichung ergibt sich für P′:

$$P' = P + hs + \frac{2\alpha}{r}.$$

Davon sind s und die Konstante α bekannt, P, h und r direkt meßbar. Für letztere Größe fand ich als Durchschnittswert etwa 0,12 mm.

Bei einer Temperatur von 16° ist für Wasser $\alpha = 7{,}45$ mg/mm. Nehmen wir den Druck P zu 760 mm Hg an, und setzen wir voraus, daß die Schnittfläche der Pflanze sich 30 mm unter der Oberfläche befinde und r = 0,12 mm betrage, so ergibt sich für P′ in mm Hg ausgedrückt

$$P' = 771{,}3.$$

Dieser Berechnung liegt die (gewiß berechtigte) Annahme zugrunde, daß die Wandung des kapillaren Interzellularkanals von Wasser vollständig benetzbar ist, daß also der Randwinkel der aufgesaugten Wassersäule = 0 ist.

Sobald nun eine assimilierende Pflanze verdunkelt wird, muß der Überdruck in dem Interzellularsystem zurückgehen. Das geschieht durch Diffusion der Gase in das umgebende Wasser; parallel damit geht natürlich die kapillare Aufsaugung von Wasser an der Schnittfläche. Man könnte nun meinen, daß der Ausgleich ziemlich schnell vor sich gehen müßte, und daß daher schon nach relativ kurzer Verdunkelung die Zeit des Wiederbeginns des Gasstroms bei darauffolgender Belichtung einen konstanten Wert erreichen müßte. Das ist, wie wir sahen, nicht der Fall. Bei näherem Zusehen ergibt sich auch sofort, daß die Diffusion nicht etwa aufhört, wenn der Gasdruck im Innern im Gleichgewicht mit dem Außendruck steht, sondern daß sie weitergehen muß, bis im Innern ein Unterdruck entsteht. Das erhellt ohne weiteres, wenn man bedenkt, daß der Innendruck sich aus mehreren Partiärdrucken zusammensetzt, und die Diffusion der Gase eines Gemischs unabhängig voneinander, proportional dem Gefälle der Partiärdrucke vor sich geht. Nach lebhafter Assimilation ist ja der Partiärdruck des Sauerstoffs, verglichen mit dem in der Atmosphäre (und im umgebenden Wasser, das bezüglich seines Gasgehalts als mit der Atmosphäre im Gleichgewicht befindlich angenommen werden soll) sehr hoch, der des Stickstoffs sehr gering. Es muß also Sauerstoff nach außen, in das umgebende Wasser, Stickstoff in um-

gekehrter Richtung diffundieren. Da nun ferner, wie wir bereits in Abschnitt I (S. 473) sahen, die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs erheblich größer ist als die des Stickstoffs, so wird für Sauerstoff der Gleichgewichtszustand früher erreicht sein als für den Stickstoff, d. h. es wird in dem Gasgemisch so lange Unterdruck herrschen müssen, bis der Ausgleich auch für den Stickstoff ein vollständiger geworden ist. Man sollte daher erwarten, daß die Kurve für die Zeit des Wiederbeginns des Blasenstroms nach verschieden langer Verdunkelung, ehe sie in eine gerade Linie übergeht, eine Senkung unterhalb dieser Geraden erfährt. Ich habe dies aus obigen Gründen im Versuche leider nicht feststellen können.

Fassen wir das eben Gesagte zusammen, so können wir wohl sagen, daß die herangezogenen physikalischen Momente völlig ausreichen, um das Ergebnis der Versuche 1—7 (S. 491 ff.) zu erklären; es bedarf jedenfalls nicht notwendigerweise der Annahme, die vielleicht auf den ersten Blick nahe liegen könnte, daß die Pflanze durch Verdunkelung in ihrer physiologischen Beschaffenheit beeinflußt wird, derart, daß ihre Assimilationsfähigkeit nach Wiederbeleuchtung anfangs eingeschränkt ist und erst allmählich regeneriert wird (und zwar umso langsamer, je länger die vorausgehende Dunkelperiode war). Ausgeschlossen ist freilich die letztere Annahme nicht; für sehr lange Verdunkelung ist es sogar sehr wahrscheinlich, wenn nicht sicher, daß derartige Schädigungen eintreten. Das eine allerdings ist immer im Auge zu behalten: der Mangel der Blasenabgabe ist kein Zeichen dafür, daß die Pflanze nicht assimiliert. Wenn die Assimilation so gering ist, daß der in den Interzellularen entstehende Überdruck nicht ausreicht, um die oben genannten Widerstände zu überwinden, so werden eben keine Blasen aus der Schnittfläche abgegeben. Wenn demnach, wie das nach Verdunkelung aus den auseinandergesetzten Gründen der Fall ist, in den Interzellularen ein Unterdruck entsteht, so muß dieser, wenn die Assimilation wieder einsetzt, erst überwunden werden, es muß also einige Zeit vergehen, ehe der Blasenstrom beginnt.

Zur Illustration der obigen Erklärung dienen nun noch eine Reihe von Versuchen, die ich hier folgen lassen will. Wenn man nämlich Dunkelperioden von gleicher Länge (z. B. 30 Sekunden) sehr schnell aufeinanderfolgen läßt, etwa mit einer Unterbrechung, die gerade genügt, um den Wiederbeginn der Blasenabgabe und deren Einstellung auf die ursprüngliche Höhe zu konstatieren, so beobachtet man die merkwürdige Erscheinung, daß die Zeit bis

zum Wiederbeginn des Gasstroms immer kürzer wird, bis sie schließlich einen annähernd konstanten, minimalen Wert erreicht. Als Beweis hierfür dienen die folgenden Versuchsreihen:

Versuch 8. 20 Blasen in 6,1 Sekunden. Jeweilige Dauer der intermittierenden Verdunkelung 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms (in Sekunden):

5,0; 4,3; 4,2; 3,5; 2,9; 2,2; 2,3; 2,1; 2,1; 2,0.

Nachdem der Wert 2,0 Sekunden erreicht war, wurde die Pflanze nicht sofort wieder verdunkelt, sondern ununterbrochen 5 Minuten beleuchtet. 20 Blasen (wie vorher) in 6,1 Sekunden. Darauf wieder intermittierende Verdunkelung von 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms: 3,5; 2,9; 2,7; 2,1; 1,8.

Versuch 9. 20 Blasen in 10,9 Sekunden. Dunkelperiode 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms (in Sekunden):

17,0; 15,2; 16,0; 15,0; 15,0; 14,5; 13,4; 13,5; 13,5; 13,4; 12,2; 12,0.

Versuch 10. 20 Blasen in 7,0 Sekunden. Dunkelperiode 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

13,6; 12,0; 10,1; 9,9; 8,9; 8,5; 8,5; 8,4.

Von jetzt ab 5 Minuten ununterbrochen beleuchtet. 20 Blasen in 6,8 Sekunden. Darauf wieder je 30 Sekunden intermittierend verdunkelt. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

14,0; 13,4; 11,8; 11,0; 10,2; 9,8; 9,5; 9,6; 9,6; 9,4; 9,3; 9,3; 9,5; 9,5.

Jetzt 7 Minuten ununterbrochen beleuchtet. 20 Blasen in 6,8 Sekunden. Dann wieder je 30 Sekunden intermittierend verdunkelt. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

14,2; 13,5; 12,9; 11,7; 10,8; 10,3; 10,4; 10,3; 10,1; 10,1; 9,8.

Versuch 11. 20 Blasen in 8,5 Sekunden. Dunkelperiode 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

29,5; 27,6; 26,5; 25,8; 24,8; 24,8; 23,5; 22,3.

Jetzt 2 Minuten ununterbrochen beleuchtet. 20 Blasen in 8,2 Sekunden. Dann wieder je 30 Sekunden intermittierend verdunkelt. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

22,9; 22,9; 21,9; 21,0; 21,1; 20,2.

Andere, in ähnlicher Weise durchgeführte Versuche ergaben das gleiche Resultat.

Wenn wir uns nun nach der Erklärung dieser eigenartigen Erscheinung fragen, so könnte man vielleicht zunächst daran denken, daß eine Art Adaptation der Pflanze vorliegt, etwa in der Weise, daß die Assimilation, die nach einmaliger Verdunkelung nicht sofort in voller Stärke einsetzt, nach mehrmaliger Wiederholung der Verdunkelung sogleich mit der der Lichtstärke entsprechenden Intensität beginnt, wodurch ein früheres Eintreten des Blasenstroms bedingt wäre. Eine solche Annahme ist jedoch von vornherein nicht sehr wahrscheinlich. Wenigstens liegen m. W. bisher keinerlei Tatsachen vor, aus denen zu schließen wäre, daß eine so kurze Verdunkelung von 30 Sekunden nach erstmaliger Einwirkung den Wiederbeginn der Assimilation erheblich beeinflußt; es wäre eher anzunehmen, daß das nach häufiger Wiederholung der Verdunkelung im Sinne einer Verringerung der Assimilation geschieht, und danach sollte man vermuten, daß sich in diesem Falle die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms eher verlängere als daß sie sich verkürzt. Wie schon oben angedeutet, gewinnen wir eine völlig ungezwungene Erklärung für den Ausfall der Versuche, wenn wir an die geschilderten Diffusionsverhältnisse anknüpfen. Gehen wir von der ersten Dunkelperiode aus, so werden sich während der 30 Sekunden die Partialdrucke des Sauerstoffs und Stickstoffs der Interzellularluft in der Weise verändern, daß ersterer ab-, letzterer zunimmt. Sobald nach darauffolgender Belichtung die Assimilation wieder einsetzt, erhöht sich der Sauerstoffdruck wieder, und die Blasenabgabe beginnt in dem Augenblick, in dem der Gesamtdruck der Interzellularluft die Höhe erreicht, die er vor der ersten Verdunkelung hatte. Da während der Verdunkelung die Interzellularluft stickstoffreicher geworden ist, wird jetzt anfangs ein stickstoffreicheres und sauerstoffärmeres Gas ausströmen. Erst allmählich reichert es sich wieder zur ursprünglichen Höhe an Sauerstoff an (s. hierüber Abschnitt 1, S. 476). Soweit kommt es aber in unserem Versuch nicht, da sehr bald nach Beginn der Blasenabgabe von neuem 30 Sekunden verdunkelt wird. Das Gasgemisch ist also bei Beginn der zweiten Verdunkelung sauerstoffärmer und stickstoffreicher als bei Beginn der ersten, dasselbe gilt für die dritte Verdunkelung im Vergleich zur zweiten, für die vierte im Vergleich zur dritten usf. Das Diffusionsgefälle für beide Gase wird dabei immer geringer, damit auch die pro Zeiteinheit diffundierenden Gasmengen und schließlich werden während der kurzen Zeit von 30 Sekunden nur noch sehr geringe Diffusionsänderungen statt-

finden. Wir verstehen so, weshalb nach wiederholter Verdunkelung die Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms kürzer wird. Dieser Wiederbeginn tritt ein, wenn der Gesamtdruck des interzellularen Gasgemisches eine bestimmte Höhe erreicht, und diese Höhe wird umso früher erzielt, je höher der Druck am Ende der jeweiligen Dunkelperiode war. Diese letztere Druckhöhe hängt nun ab von der Verminderung des Drucks während der Verdunkelung, und die Verminderung wiederum muß umso größer sein, je höher der Partialdruck des Sauerstoffs bei Beginn der Verdunkelung war. Dieser ist aber, wie wir sahen, am höchsten vor der ersten Verdunkelung und nimmt von Dunkelperiode zu Dunkelperiode etwas ab. Dazu kommt, daß der Stickstoffgehalt von Dunkelperiode zu Dunkelperiode etwas zunehmen muß, was eben bewirkt, daß der Gesamtdruck am Ende der späteren Dunkelperioden höher ist als am Ende der ersten. Demnach muß die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms nach wiederholter Verdunkelung abnehmen und sich, wie auch leicht einzusehen ist, langsam einem konstanten Wert nähern.

Wenn diese Ausführungen richtig sind, so muß sich die Veränderung der Interzellularluft auch auf analytischem Wege feststellen lassen. Das ist auch der Fall, wie folgender Versuch beweist. Ein *Helodea*-Sproß gab in 9,0 Sekunden 20 Blasen ab. (Beleuchtung 2 Auerbrenner. Gasdruckregulator. Kühlung. Die Temperatur des Versuchswassers schwankte zwischen 21° und 21,05° C.) Das aufgefangene Gas enthielt (nach Abrechnung der CO_2) 37,74 % O_2 und 62,26 % N_2. Der Sproß wurde dann intermittierend 16mal je 30 Sekunden verdunkelt, wobei die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms von 12,5 Sekunden bis 7,5 Sekunden abnahm. Dann wurde, um die Zusammensetzung der Interzellularluft im gleichen Sinne weiter zu ändern, zweimal je 2 Minuten verdunkelt. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 20 resp. 20,7 Sekunden. Darauf wiederum Verdunkelung von 30 Sekunden (zweimal). Wiederbeginn nach 6,8 bezw. 6,3 Sekunden. Dann wurde das ausströmende Gas sofort analysiert. Es ergaben sich 31,04 % O_2 und 68,96 % N_2, also Abnahme des O_2-Gehalts um 17,8 % (auf den Anfangsgehalt an O_2 berechnet). Der Sproß wurde dann sich selbst überlassen und assimilierte in gleicher Stärke weiter. Nach 15 Minuten wurde nochmals analysiert. Der O_2-Gehalt betrug jetzt 36,94 %, war also fast bis zur ursprünglichen Höhe gestiegen.

Zum Überfluß mögen hier noch ein paar Versuche Erwähnung finden, die eine Modifikation der Versuche 1—7 (S. 491 f.) darstellen. Sie unterscheiden sich von letzteren darin, daß Licht von verschiedener Intensität angewandt wurde.

Versuch 12. Diffuses Tageslicht. Wolkenfreier Himmel.

20 Blasen in 16,9 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 7,1 Sekunden.

Der *Helodea*-Sproß wird jetzt durch einen schräg vorgehaltenen dunklen Schirm beschattet. 20 Blasen in 24.1 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 9,9 Sekunden. Verdunkelung nach 2 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 9,4 Sekunden.

Beschattung entfernt. 20 Blasen in 18,1 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 7,2 Sekunden. Verdunkelung nach 2 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 6,8 Sekunden.

Nochmals beschattet. 20 Blasen in 27 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 10,7 Sekunden. Verdunkelung nach 2 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 10,2[1]) Sekunden.

Versuch 13. Diffuses Tageslicht. Wolkenfreier Himmel.

20 Blasen in 5,0 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 9,0 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 9,2 Sekunden. Beschattet. Jetzt 20 Blasen in 7,5 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 15,7 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 15,2 Sekunden.

Beschattung entfernt. 20 Blasen in 5,1 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 8,9 Sekunden.

Versuch 14. Diffuses Tageslicht. Wolkenfreier Himmel.

20 Blasen in 11,7 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 5,4 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 5,2 Sekunden. Beschattet. Jetzt 20 Blasen in 29,0 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 15,7 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 15,2 Sekunden.

---

1) Obwohl in diesem Versuch die zweite Verdunkelung in allen Fällen von der ersten durch einen Zeitraum von 2 Minuten getrennt war, erfolgte doch der Wiederbeginn des Blasenstroms früher als nach der ersten, ein Zeichen, daß 2 Minuten noch nicht ausreichen, um die Zusammensetzung der Interzellularluft zu regulieren.

Aus diesen 3 Versuchen geht hervor, daß bei schwächerer Lichtintensität der Wiederbeginn des Blasenstroms nach einer vorübergehenden Verdunkelung von 30 Sekunden verzögert wird. Das Ergebnis war vorauszusehen, denn es ist ohne weiteres klar, daß bei geringer Lichtintensität der Druck in dem Interzellularsystem infolge der geringeren Sauerstoffproduktion langsamer zunimmt. Als Maßstab für die Assimilationsgröße bietet die Zeit des Wiederbeginns bei verschiedener Lichtintensität gegenüber der einfacheren Blasenzählung keine Vorteile, da das Verhältnis dieser Zeiten bei verschiedenen Lichtintensitäten etwa dasselbe ist wie das Verhältnis der Blasenzahlen. In dieser Hinsicht ist also die Methode mit ebenso großen Fehlern behaftet wie die Blasenzählmethode, über die im Abschnitt I näheres mitgeteilt worden ist.

Noch eine, unter Umständen praktisch wichtige Konsequenz ergibt sich aus den in diesem Abschnitt mitgeteilten Resultaten. Die Druckverminderung in den Interzellularen, die während der nach stattgefundener Assimilation einsetzenden Verdunkelung sich geltend macht, muß, wenngleich in schwächerem Maße, auch eintreten, wenn an Stelle der Verdunkelung eine schwächere Beleuchtung tritt. Ist diese Beleuchtung noch so groß, daß sie Blasenausscheidung veranlaßt, so ist zu erwarten, daß der Blasenstrom zuerst eine Depression erfährt, die ihn auf ein niedrigeres Niveau herabdrückt als der beleuchtenden Lichtstärke entspricht. Sehr bald wird dann eine Erhöhung der Blasenzahl bis zu einem konstanten Werte eintreten. Auf Grund der oben (S. 494) geschilderten Diffusionsverhältnisse ist das leicht einzusehen. Sofort nach Verminderung der Lichtintensität sucht sich der relativ hohe Sauerstoffdruck in den Interzellularen durch Diffusion durch die Pflanze in das umgebende Wasser auszugleichen. Dieser Druckverminderung wirkt zwar die (gegenüber der ursprünglichen geringere) Neuproduktion von O_2 und eine schwache Zufuhr von Stickstoff aus dem umgebenden Wasser entgegen, doch ist die Druckverminderung so groß, daß sie den Blasenstrom zunächst auf ein ziemlich tiefes Niveau herabdrückt, von dem aus dann (wenn das große Diffusionsgefälle des Sauerstoffs in der Richtung des umgebenden Wassers allmählich abgenommen hat) langsam eine Steigerung bis zu einer konstanten Höhe zu beobachten ist. Ich habe diese Erscheinung mit Pflanzen, die auf Verdunkeln durch sofortiges Einstellen der Blasenabgabe reagierten, ausnahmslos beobachtet und teile hier nur einige beliebig herausgegriffene Versuche mit.

Versuch 15. *Helodea canadensis.* Die Beleuchtungsintensität wurde durch schnelles Verschieben der Lichtquelle (100-kerzige Wotanlampe) geändert.

Entfernung der Lichtquelle von der Pflanze 10 cm. 20 Blasen in 7,2 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle von der Pflanze 20 cm. 20 Blasen in 22,4; 15,0[1]; 13,2; 12,8; 12,6; 12,5; 12,2; 12,2; 12,2 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 10 cm. 20 Blasen in 6,4; 6,7; 6,9; 7,0; 7,3; 7,6, 7,4; 7,3; 7,0; 7,4; 7,2; 7,2 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 20 cm. 20 Blasen in 18,0; 13,4; 12,2; 11,5; 10,9; 11,1: 11,1; 10,8; 11,0; 10,8: 11,0 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 10 cm. 20 Blasen in 6,1; 6,3; 7,0; 7,0; 7,4; 7,2; 7,1; 7,0; 7,0 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 20 cm. 20 Blasen in 16,7; 12,9; 11,3; 10,5; 10,8; 10,8 Sekunden.

Versuch 16. *Helodea canadensis.* 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 20 cm. 5 Blasen in 9,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 12,5 cm. 5 Blasen in 4,7; 5,3; 5,4; 5,4; 5,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 5 Blasen in 13.3: 11,4: 10,4; 10,2; 10,0; 10,1; 9,8; 9,8; 10,0; 9,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 12,5 cm. 5 Blasen in 4,4: 4,8; 4,9; 5,2; 5,2; 5,4; 5,2; 5,4; 5,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 5 Blasen in 13,4; 11,3; 10,4; 10,2; 9,9; 9,9; 9,8; 9,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 12,5 cm. 5 Blasen in 4,6; 4,8; 5,1; 5,2; 5,4; 5,4; 5,3; 5,4 Sekunden.

Versuch 17. *Helodea canadensis.* 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 4,6 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 9,8; 7,9: 6,7; 6,3; 6,5; 6,2; 6,2; 6,2 Sekunden.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 3,9: 4,1; 4,3; 4,4; 4,4; 4,4; 4,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 10,0; 8,1; 6,2; 5,8; 5,7; 5,7; 5,7; 5,7 Sekunden.

---

1) Die Zählungen wurden so schnell wie möglich hintereinander gemacht, etwa in Abständen von 2 Sekunden, die zum Notieren der gefundenen Werte nötig sind.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 3,3; 3,9; 4,2; 4,4; 4,2; 4,2; 4,2 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 9,6; 8,4: 7,2; 6,5; 5,8; 5,5; 5,5; 5,7 Sekunden.

Versuch 18. *Helodea canadensis.* 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 6,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 20 Blasen in 12,9; 10,6; 9,7; 8,9; 8,7; 8,6; 8,6; 8,5; 8,6 Sekunden.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 5,6: 6,2; 6,3; 6,4; 6,7; 6,8; 6,7; 6,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 20 Blasen in 12,0: 10,2; 9,3; 8,7; 8,6; 8,5; 8,6 Sekunden.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 6,0: 6,5; 6,8; 6,8; 6,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 20 Blasen in 14.4: 10,2; 8,9; 8,5; 8,6 Sekunden.

Ähnliche Versuche führten alle zu dem gleichen Ergebnis, daß bei plötzlicher Abschwächung der Lichtintensität die Blasenzahl zuerst stark verlangsamt wird und dann bis zu einer konstanten Höhe steigt. Es soll hier nur noch ein Versuch mitgeteilt werden, der zeigt, daß, wenn die Abschwächung der Lichtintensität genügend groß ist bezw. die Pflanze aus irgend welchen physikalischen oder physiologischen Gründen nur einen schwachen Blasenstrom abgibt, man es leicht erreichen kann, daß nach der Intensitätsverminderung die Pflanze während längerer Zeit aufhört, Blasen auszuscheiden, dann aber der Blasenstrom mit langsam zunehmender Energie wieder einsetzt. Die Erklärung hierfür ergibt sich aus dem oben Gesagten von selbst.

Versuch 19: *Helodea canadensis.* 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 7,3 Sekunden.

„ „ „ 25 „ Es werden während 31,0 Sekunden keine Blasen abgegeben; dann 20 Blasen in 34,4: 27,6; 27,6; 25,4; 23,8; 24,2; 25,0; 24,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 6,4: 6,9; 6,8; 7,1; 7,0; 7,2; 7,2 Sekunden.

Noch eine zweite Erscheinung, auf die oben nicht hingewiesen wurde, tritt in den Versuchen zutage. Nach plötzlicher Steigerung der Lichtintensität nimmt der Blasenstrom plötzlich sehr

stark zu, um alsbald auf ein konstantes Niveau herabzusinken. Es tritt also genau das Umgekehrte ein als nach Abschwächung der Lichtintensität. Die Erklärung hierfür dürfte folgende sein: Bei Einsetzen der starken Beleuchtung ist der Partialdruck des Sauerstoffs in den Interzellularen infolge der vorausgehenden schwachen Assimilation verhältnismäßig gering. Dadurch wird die Sauerstoffaufnahme in die Interzellularen wegen des starken Gefälls in Richtung der Interzellularen bei plötzlich einsetzender verstärkter Assimilation erleichtert. Der bei der Assimilation produzierte Sauerstoff muß also zu einem höheren Prozentsatz nach innen, zu einem geringeren in das umgebende Wasser abgegeben werden, als das der Fall sein würde, wenn im Innern von vornherein ein höherer Sauerstoffdruck herrschte. Daher die momentane Steigerung und das schnell folgende Sinken des Blasenstroms bei plötzlicher Erhöhung der Lichtintensität.

Man wird an den beobachteten Erscheinungen nicht vorbeigehen dürfen, wenn man sich der Gasblasenmethode bedienen will, um den Einfluß verschiedener Lichtintensität auf die Assimilation zu untersuchen. Bei Reinke (1883), der das getan hat, findet sich S. 715 die Bemerkung, daß die Versuchspflanzen in jeder Intensität $\frac{1}{2}$—1 Minute verweilten, ehe abgelesen wurde. Das dürfte nicht in allen Fällen zur Einstellung der Blasenzahl auf ein konstantes Niveau hinreichen. Pantanelli schreibt (1904, S. 177), daß in seinen Versuchen beim plötzlichen Übergang von starkem zu schwachem Licht in der Mehrzahl der Fälle die Blasenzahl zuerst unterhalb den den neuen Beleuchtungsbedingungen entsprechenden Wert sank, in 21,2 % der Fälle dagegen war sie zuerst größer und sank erst allmählich. Im umgekehrten Versuche fiel das Resultat meist so aus, wie ich es auch gefunden, in 26,1 % der Fälle war die Blasenzahl aber beim Übergang zur höheren Intensität anfangs zu niedrig.

Demgegenüber muß ich hervorheben, daß meine Resultate immer einheitlich ausgefallen sind. Wie sich der Widerspruch aufklärt, läßt sich begreiflicherweise mit Bestimmtheit nicht sagen. Daß die Versuchsbedingungen Pantanellis nicht ganz einheitliche waren, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ich will hier nur auf eine Möglichkeit hinweisen, die Pantanellis Ergebnis erklären könnte. Pantanelli hat die Beleuchtung mit verschiedener Intensität nicht durch Bewegung der Lichtquelle (was in diesem Falle nicht möglich war), sondern der Pflanze erzielt. Dabei statt-

findende leichte Erschütterungen könnten es z. B. bewirkt haben, daß beim Übergang zu stärkerem Licht die Blasenzahl zunächst gering ausgefallen ist (vgl. Abschnitt 2 dieser Arbeit). Ob die Pflanzen in Pantanellis Versuchen bei Verdunkelung immer durch sofortiges Einstellen des Blasenstroms reagiert haben, ist nicht angegeben. Angenommen, das Versuchswasser sei in einigen Fällen ein wenig mit Gasen übersättigt gewesen, so hört die Blasenausscheidung nach Verdunkelung nicht momentan auf; bei Erschütterung der Pflanze oder Bewegung des Wassers tritt dann vorübergehend Erhöhung der Blasenzahl ein. So ist es möglicherweise zu erklären, daß bei plötzlicher Entfernung von der Lichtquelle der Blasenstrom in 21,2 % der Fälle zuerst stärker war, als der verminderten Lichtintensität entspricht.

4. Eine neue Methode zur Feststellung der (minimalen) Lichtintensität, die zum Eintritt der Assimilation nötig ist.

Die Frage, welche Lichtintensität gerade hinreicht, um die Assimilation hervorzurufen oder besser, die Pflanze zur Produktion einer Sauerstoffmenge zu veranlassen, welche den O_2-Verbrauch bei der Atmung gerade kompensiert, hat in physiologischer und ökologischer Hinsicht ein gewisses Interesse. Eingehendere Untersuchungen, die sich speziell dieser Frage widmen, liegen m. W. nicht vor. Nach Kreuslers Angaben beträgt die bei der Atmung abgegebene Kohlensäuremenge etwa den 10.—40. Teil derjenigen, die bei gemäßigtem Tageslicht von der Pflanze zersetzt wird. Es ist zu erwarten, daß der Wert bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden ist. Nehmen wir an, daß die Assimilation proportional der Lichtintensität zu- und abnimmt, so würde eine Intensität, die dem 10.—40. Teil des gemäßigten Tageslichtes gleich ist, dem Punkt entsprechen, bei welchem Assimilation und Atmung sich gerade das Gleichgewicht halten, und ein äußerlich nachweisbarer Gasaustausch nicht stattfindet.

Um diesen Punkt zu bestimmen, war man bisher auf die quantitative Analyse und diejenigen Methoden angewiesen, die dazu dienen, die Produktion geringer Sauerstoffmengen nachzuweisen (Bakterienmethode, Indigomethode, Aufleuchten des Phosphors, Oxyhämoglobinspektrum, Leuchtbakterien). Jede dieser Methoden hat ihre Vorzüge und Nachteile; die Phosphormethode eignet sich z. B. nur für in Luft befindliche Objekte, die Indigo- und Bakterien-

methode nur für Wasserpflanzen: letztere hat außerdem den Nachteil, daß die Bestimmung des Grenzwertes dem subjektiven Ermessen überlassen ist und es sehr schwer ist, auch bei möglichst gleichmäßigem Bakterienmaterial zu exakten Werten zu gelangen. Aus den im vorigen Abschnitt mitgeteilten Versuchen ergibt sich nun eine neue Methode, die allerdings nur für Wasserpflanzen mit Interzellularsystem brauchbar ist, aber den Vorteil hat, bei sehr einfacher Handhabung recht exakte Werte zu geben.

Wir haben gesehen, daß es bei einem *Helodea*-Sproß nach einer bestimmt bemessenen Verdunkelung und darauffolgender Beleuchtung eine bestimmte Zeit dauert, bis der Überdruck in den Interzellularen durch die Assimilation so weit gestiegen ist, daß die Blasenabgabe beginnt. Diese Zeit hängt in erster Linie ab von der Lichtintensität und nimmt, wie wir sahen, zu, wenn letztere schwächer wird. Wenn man nun die Pflanze, anstatt sie plötzlich zu verdunkeln, plötzlich mit einer Intensität beleuchtet, die sehr schwach ist, so wird sich äußerlich zunächst derselbe Effekt ergeben wie bei Verdunkelung: der Blasenstrom wird momentan aufhören. Ob aber bei dieser geringen Lichtintensität auch die Assimilation aufhört, das ergibt sich erst, wenn man wieder mit der ursprünglichen, stärkeren Intensität belichtet und bestimmt, welche Zeit nunmehr bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms verstreicht. Ist diese Zeit kürzer als nach Verdunkelung, so hat die Pflanze bei der schwachen Intensität assimiliert, denn dann ist der Druck in den Interzellularen während der Einwirkung des schwachen Lichts nicht auf das Niveau gesunken, das er bei Dunkelheit erreicht, weil eine, wenn auch geringe Sauerstoffproduktion stattgefunden hat. Ist die Zeit ebenso lang als nach Verdunkelung, so hat die Pflanze nicht assimiliert, und es gilt nun, diejenige Intensität zu finden, bei welcher die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms gerade ein wenig kürzer ist als nach Verdunkelung. Sie ist als die minimale Lichtintensität anzusprechen, bei der die Sauerstoffabgabe an absolutem Wert die Sauerstoffaufnahme bei der Atmung eben übertrifft[1]).

1) Man könnte vielleicht den Einwand erheben, daß bei sehr schwacher Assimilation eventuell gar kein Sauerstoff in die Interzellularen, sondern allein direkt nach außen, in das umgebende Wasser abgegeben wird und infolgedessen auch dann, wenn die Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms nach schwacher Beleuchtung sich als ebensogroß ergibt wie nach Verdunkelung, doch eine geringe Assimilation bei der schwachen Beleuchtung stattfinden könnte. Abgesehen davon, daß diese Eventualität

Ich habe zunächst einige ganz rohe Versuche gemacht, um die Brauchbarkeit der Methode zu erweisen.

Ein *Helodea*-Sproß, der 20 Blasen in 7,9 Sekunden abgab, wurde 15 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 11,8 Sekunden. Nunmehr wurde nach einigen Minuten ein schwarzer Schirm vorgehalten, der den Sproß zwar beschattete, aber doch noch viel Licht von der Seite zuließ. Der Blasenstrom hörte bei der Beschattung ebenso wie nach der Verdunkelung sofort auf. Nach Wegnahme des Schirms begann er aber wieder nach 4,5 Sekunden, also 2,62 mal früher als nach gleichlanger Verdunkelung. Derselbe Sproß begann bei 30 Sekunden langer Verdunkelung mit der Blasenabgabe nach 21,0 Sekunden: wurde er an Stelle der Verdunkelung 30 Sekunden beschattet, so setzte der Gasstrom nach 7,5 Sekunden ein. Das Zeitverhältnis ist hier 2,8, also etwa dasselbe wie oben[1]).

In einem anderen Versuch war die Beschattung schwächer, jedoch noch völlig ausreichend, um sofortige Unterbrechung des Blasenstroms herbeizuführen. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 60 Sekunden langer Verdunkelung in 27,9 Sekunden, nach 60 Sekunden langer Beschattung in 6,0 Sekunden. Hier hat also während der Beschattung eine ziemlich starke Assimilation stattgefunden, ohne daß es zur Blasenabgabe gekommen ist.

Weitere Versuche wurden, um für die absolute Größe der Lichtintensität und die durch die Beschattung bewirkte Abschwächung derselben einen Maßstab zu gewinnen, in folgender Form angestellt. Als Lichtquelle diente eine 100-kerzige Wotanlampe. Der *Helodea*-Sproß befand sich in einem lichtdicht schließenden Kasten, an dessen Vorderseite eine Durchbrechung in Gestalt eines kassettenartigen Rahmens in der Größe 13×18 cm angebracht war. Zur völligen Verdunkelung des Sprosses wurde in diesen Rahmen eine schwarzlackierte Eisenblechplatte eingesetzt. Zur Beschattung dienten verschiedene Rauchgläser von bekannter Lichtdurchlässig-

---

sehr unwahrscheinlich ist, müßte sich auch in diesem Falle eine Beschleunigung des Wiederbeginns geltend machen, weil die Sauerstoffabgabe in das umgebende Wasser eine Verlangsamung der Gasdiffusion aus den Interzellularen in der gleichen Richtung bedingen muß.

1) Eine genaue Übereinstimmung war bei der Art der Versuchsanstellung nicht zu erwarten, läßt sich aber ohne große Schwierigkeit erzielen.

keit[1]). Um die Verdunkelung und Beschattung plötzlich eintreten lassen und unterbrechen zu können, war dafür gesorgt, daß die Kassette schnell ein- und ausgeklappt werden konnte.

Der erste Versuch, den ich in dieser Weise machte, war folgender: Lichtquelle in 30 cm Entfernung von der Pflanze. 20 Blasen in 11,5 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 30 Sekunden Verdunkelung in 20,3 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 30 Sekunden Beschattung mit Scheibe III in 10,8 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 30 Sekunden Beschattung mit Scheibe V in 15,3 Sekunden.

Der Blasenstrom erreichte bei voller Beleuchtung immer wieder die gleiche Höhe. Zwischen den einzelnen Verdunkelungs- bezw. Beschattungsperioden assimilierte die Pflanze stets mehrere (4—6) Minuten bei voller Intensität: es ist oben (S. 497) erörtert worden, weshalb das nötig ist. Nach einer Beschattung mit Scheibe III (die 97 % des Lichts durchläßt) hört die Blasenabgabe bereits sofort auf. Der Versuch zeigt, daß die Pflanze trotzdem noch ziemlich stark assimiliert, da die Blasenausscheidung nach Beleuchtung mit der vollen Intensität schon nach 10,8 Sekunden wieder einsetzt, während das nach Verdunkelung fast doppelt so lange dauert. Auch in dem bis auf 2,5 % abgeschwächten Licht (Scheibe V) ist die Assimilation noch deutlich.

In einem zweiten Versuch befand sich die Lampe in 25 cm Entfernung von der Pflanze. Temperatur des Versuchswassers 15,6°. 20 Blasen in 9,6 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Verdunkelung[2]) in 8,6 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Beschattung mit Scheibe V in 6,4 Sekunden.

---

1) Die Rauchgläser habe ich von der Firma Krüß in Hamburg bezogen, die dieselben auch geeicht hat. Die Lichtdurchlässigkeit der 5 mir zur Verfügung stehenden Gläser betrug (in %): 41 (I); 27 (II); 17 (III); 7 (IV); 2,5 (V).

2) Dieser Verdunkelungsversuch muß zur Kontrolle während der Versuchsreihe häufig wiederholt werden. Die einzelnen nach Beschattung gewonnenen Werte für den Wiederbeginn des Blasenstroms sind natürlich nur dann miteinander vergleichbar, wenn die Zeit des Wiederbeginns nach Verdunkelung sich als konstant erweist. Für das Auge unmerkbare Schwankungen des elektrischen Stroms können da schon äußerst störend wirken.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Beschattung mit Scheibe III und V in 7,9 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Beschattung mit Scheibe IV und V in 8,2 Sekunden.

Hinter Scheibe I schied die Pflanze noch Blasen aus, wenn auch viel langsamer als bei voller Beleuchtung. Hinter allen übrigen Scheiben dagegen fand keine Blasenabgabe mehr statt. Nach Beschattung mit Scheibe II oder III wurde der Blasenstrom allerdings nicht momentan unterbrochen, sondern es wurde von der beschatteten Pflanze noch eine Blase abgeschieden. Das kommt daher, daß die Abnahme des Gasdrucks in den Interzellularen hier ziemlich langsam erfolgt und sich im ersten Moment noch die Wirkung des vorher hohen Drucks geltend machen kann.

Wir sehen aus dem Versuch, daß selbst bei Beschattung mit Scheibe IV und V noch Assimilation stattfindet, wenn auch der Wert 8,2 dem Wert 8,6, der der völligen Verdunkelung entspricht, schon nahe kommt. Da Scheibe IV 7 %, Scheibe V 2,5 % Licht durchläßt, so wird die Pflanze bei Kombination beider Scheiben von einer Lichtintensität beleuchtet, die nur 0,17 % der vollen Beleuchtung beträgt. Da die Entfernung der 100-kerzigen Lampe von der Pflanze 25 cm betrug, so wirkte bei voller Beleuchtung eine Intensität von 1600 Kerzen, bei Beschattung mit Scheibe IV und V eine solche von 2,8 Kerzen. Letztere Intensität liegt vom Minimum, bei dem die Assimilation gerade die Atmung überwiegt, nicht mehr weit entfernt.

Der Versuch zeigt zugleich schlagend, wie verkehrt es wäre, anzunehmen, daß Aufhören des Blasenstroms und Aufhören der Assimilation gleichbedeutend sei. Wir sahen, daß der Blasenstrom bereits hinter Scheibe II aufhört, die noch 27 % des Lichts der Wotanlampe durchläßt, während die Pflanze noch bei 0,17 %, also bei einer nahezu 160 mal schwächeren Intensität deutlich assimiliert.

Zwei weitere Versuche, in denen anstatt 15 Sekunden 20 Sekunden verdunkelt bezw. beschattet wurde, ergaben folgendes:

a) 20 Blasen in 14,6 Sekunden. Lichtintensität 1600 Kerzen.
Wiederbeginn des Blasenstroms nach Verdunkelung in 7,3 Sekunden.
Wiederbeginn des Blasenstroms nach Beschattung mit Scheibe IV und V „ 6,6 „

b) 20 Blasen in 17,5 Sekunden. Lichtintensität 1600 Kerzen.
Wiederbeginn des Blasenstroms nach
Verdunkelung in 12,6 Sekunden.
Wiederbeginn des Blasenstroms nach
Beschattung mit Scheibe IV und V „ 10,8 „

Hier ist die Differenz, also die Assimilation der beschatteten Sprosse noch größer. Der Grenzwert ist sicher individuellen Schwankungen unterworfen und ohne Zweifel auch von der Art der Vorbehandlung der Pflanzen abhängig. Die von mir verwandten Pflanzen waren in einem an einem Nordfenster aufgestellten Aquarium kultiviert worden. Die Versuche wurden im November ausgeführt.

Es war zunächst nur meine Absicht, eine Orientierung zu gewinnen. Über weitere Versuche zur genaueren Bestimmung des Assimilationsminimums und andere Anwendungsmöglichkeiten der Methode soll später berichtet werden.

Würzburg, Botanisches Institut.

Literatur.

1. Angelstein, U. 1910. Untersuchungen über die Assimilation submerser Wasserpflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 10, S. 87 (auch Diss. Halle).
2. Bohr, Chr. 1899. Definition und Methode zur Bestimmung des Invasions- und Evasionskoeffizienten bei der Auflösung von Gasen in Flüssigkeiten. Ann. d. Phys. u. Chem., N. F., Bd. 68, S. 500.
3. Bonnier, G. und Mangin, L. 1884. Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. Ann. scienc. nat. Botanique, 6. Serie, Bd. 18, S. 293.
4. Cloëz, S. und Gratiolet, P. 1851. Recherches expérimentales sur la végétation des plantes submergées. Ann. de chimie et de physique, 3. Serie, Bd. 32, S. 41.
5. Darwin, Fr. und Pertz, D. F. M. 1896. On the Effect of Water Currents on the Assimilation of aquatic Plants. Proc. of the Cambridge Philosoph. Society, Bd. IX, Teil II, S. 76.
6. Daubeny, Ch. 1836. On the Action of Light upon Plants, and of Plants upon the Atmosphere. Philos. Transactions London, Jahrg. 1836, Teil I, S. 149.
7. Devaux, H. 1889. Le mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques. Ann. scienc. nat. Botanique, 7. Serie, Bd. 9, S. 35.
8. Exner, F. 1875. Über den Durchgang der Gase durch Flüssigkeitslamellen. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 155, S. 321.
9. Kniep, H. 1912. Photosynthese. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 7, S. 781.
10. Kreusler, U. 1885. Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 14, S. 913 ff.
11. Krogh, A. 1908. On the Mikro-Analysis of Gases. Skand. Archiv. f. Physiol., Bd. 20, S. 279.
12. Nathansohn, A. 1907. Über die Bedingungen der Kohlensäureassimilation in natürlichen Gewässern, insbesondere im Meere. Ber. üb. d. Verh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig, Bd. 59, S. 711.
13. Ohno, N. 1910. Über lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von *Nelumbo nucifera*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, S. 641.
14. Pantanelli, E. 1904. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, S. 167.
15. Pfeffer, W. 1871. Die Wirkung farbigen Lichts auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. 1, S. 1.
16. Reinke, J. 1883. Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Bot. Zeitg., Bd. 41, S. 697.
17. Ursprung, A. 1912. Zur Kenntnis der Gasdiffusion in Pflanzen. Flora, Bd. 104, S. 129.
18. Van Tieghem, P. 1869. Respiration des plantes submergées à la lumière d'une bougie, lieu de formation des gaz. Comptes Rendus de l'Ac. d. scienc. Paris, Bd. 69, S. 482.

Das Verhalten der Windepflanzen in der Dunkelheit.

Von

Frederick C. Newcombe.

University of Michigan.

Einleitung.

Die Untersuchung, welche in dieser Abhandlung beschrieben wird, beschäftigt sich nicht mit den Ursachen von dem Winden der Pflanzen, sondern vielmehr mit den Tatsachen ihres Verhaltens in der Dunkelheit und des Verhaltens derselben Pflanzen, nachdem sie wieder dem Lichte ausgesetzt worden waren.

Der Literatur nach war Palm[1]) der erste, der den Effekt der Entfernung des Lichtes auf das Winden der Pflanzen untersuchte. Er zog den Schluß, daß die Pflanzen ohne Licht nicht winden können.

In demselben Jahre gab Mohl[2]) eine Untersuchung heraus, in welcher er Überzeugungen aussprach, die sich wesentlich von denen Palms unterschieden. Er benutzte *Ipomoea purpurea*, *Pharbitis hispida* und *Phaseolus vulgaris* und behauptete, daß diese winden würden, bis sie im Dunkeln einen Zustand des Verhungerns erreichten. Er meinte, daß sie aufhörten zu winden, weil sie zu wachsen aufgehört hätten.

Nach Verlauf von beinahe vierzig Jahren wandte sich Duchartre[3]) dieser Frage zu. Er trug Windepflanzen der *Dioscorea*

---

1) Ludwig H. Palm, Über das Winden der Pflanzen, 1827. Preisschrift, Stuttgart. Leider habe ich das Original nicht zu Gesicht bekommen, auch habe ich nicht die Namen der Pflanzen, deren sich Palm bediente, finden können.

2) Hugo von Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. 1827, Tübingen.

3) P. Duchartre, Expériences relatives à l'influence de la lumière sur l'enroulement des tiges. Comp. rend. Acad. Sc. Paris, Vol. CXI, p. 1142, 1865.

batatas vom offenen Garten in einen dunkeln Keller, hin und her, und fand, daß sich diese Pflanze, nachdem sie einige Tage im Keller geblieben war, senkrecht neben der Stütze erhob und so aufhörte, zu winden. Es wurden mehrere Pflanzen dieser Art benutzt, und stets ergab der Versuch dasselbe Resultat. Da *Dioscorea batatas* einen großen Vorrat an Nahrung in ihrer knolligen Wurzel hat, so konnte sie viele Tage lang in Duchartres Keller wachsen; aber als derselbe Versuch an der *Mandevillea suaveolens* angestellt wurde, starben die Pflanzen bald in der Dunkelheit. Diese Schwierigkeit wurde jedoch beseitigt, indem man nur den oberen Teil der Pflanze in einen Zylinder von Zink einschloß und den untern Teil zur Bildung des Nahrungsvorrates dem Lichte ausgesetzt ließ. Bei dieser Behandlung starb die Spitze des bedeckten Stammes ab, nachdem er ein Wachstum von 10 cm in der Dunkelheit erzielt hatte, aber der Stamm brachte einen Zweig hervor, der in der Dunkelheit nicht wand, jedoch schnell die Fähigkeit zu winden erlangte, nachdem der bedeckende Zylinder entfernt wurde.

Mit *Ipomoea purpurea* gelangte Duchartre zu demselben Resultat wie Mohl; er fand, daß diese Pflanze bis zu ihrem Absterben wand, zwei Wochen, nachdem man sie der Dunkelheit übergeben hatte.

Im Jahre 1865 stellte Sachs[1]), ohne sich auf irgendwelchen näheren Aufschluß einzulassen, die bloße Behauptung auf, daß *Phaseolus multiflorus* und *Ipomoea purpurea* sich an gänzlich etiolierten Internodien gerade so um die Stützen in der Dunkelheit wanden, wie ähnliche Pflanzen im Lichte.

Mehrere Jahre später, nachdem de Vries[2]) in Sachs' Laboratorium eine Untersuchung über Windepflanzen zu Ende geführt hatte, mäßigte Sachs[3]) in seinem Lehrbuch seine frühere Äußerung, indem er nun die endgültige Meinung aussprach, daß grüne Pflanzen in normalem Zustande fortfahren, in der Dunkelheit zu winden, aber das Rotieren und Klettern einstellen, sobald sie etioliert werden.

De Vries experimentierte ausschließlich mit *Dioscorea bata-*

1) Julius Sachs, Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter. Bot. Zeit., Bd. 23, S. 119, 1865.

2) Hugo de Vries, Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arbeit. Bot. Inst. Würzburg, Bd. 1, S. 327, 1873.

3) Julius Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1874.

tas, und bestätigte die Ergebnisse Duchartres, denn er fand, daß diese Pflanze wand, solange der Sproß grün blieb, aber weder Zirkumnutation noch Torsion noch Winden zeigte, nachdem der Sproß etioliert worden war.

In meiner eigenen Untersuchung[1]) wurde dargelegt, daß die windenden Stämme des *Asparagus plumosus*, nach der Ausschließung des Lichtes, einige Tage fortfahren zu winden, allmählich aber den Radius ihres Umlaufes verkürzen, und endlich das Winden völlig einstellen, indem die Sprosse ihre Aufwärtsbewegung als orthotrope Glieder fortsetzen.

Nach dem Bestand des gegenwärtigen Beweismaterials zu urteilen, fahren alle Pflanzen, mit denen Untersuchungen angestellt worden sind, fort, einen Tag oder ein paar Tage zu winden, nachdem das Licht ausgeschlossen worden ist. *Ipomoea purpurea*, *Pharbitis hispida* und *Phaseolus vulgaris* setzen das Winden fort, bis das Verhungern sie vermutlich nötigt, das Wachsen einzustellen. *Ipomoea batatas* und *Asparagus plumosus* hören auf, in der Dunkelheit zu winden, während sie noch kräftig wachsen.

Das Verhalten der *Mandevillea suaveolens* wurde durch das einzelne Experiment Duchartres nicht sicher festgestellt, aber die eine dazu benutzte Pflanze wand in der Dunkelheit nicht.

Versuche.

Die in allen folgenden Versuchen befolgte Methode war diese, außer wo sie anders angegeben wird: Die Pflanzen, welche der Untersuchung dienen sollten, wuchsen kräftig, entweder in großen Töpfen oder in Beeten. Die unteren Teile der Pflanzen wurden bis zu einer Höhe von 20 cm bis 40 cm im Lichte gelassen, und nur der obere, fadenförmige Teil des Sprosses wurde in eine lichtdichte Bedeckung eingehüllt. Diese Bedeckung war gewöhnlich ein Zylinder aus schwarzer Pappe, ungefähr 15 cm im Durchmesser, in welchen in verschiedenen Höhen Fenster geschnitten waren, durch welche man Beobachtungen anstellen konnte. Diese Fenster waren, außer während der Zeit der Beobachtungen, durch größere Blätter schwarzen Pappdeckels verschlossen. Um diesen Zylinder am unteren Ende lichtdicht zu machen, wurde er in einen

1) F. C. Newcombe, Sensitive Life of *Asparagus plumosus*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 31, S. 13, 1913.

Blumentopf gestellt, welcher auf einem großen Ring eines Stativs ruhte. Das Loch im Boden des Blumentopfes wurde bis zu etwa 3 cm Durchmesser vergrößert, und durch dieses Loch ließ man den Stamm der Pflanze gehen. Das Loch um den Stamm der Pflanze und die Rinne zwischen dem Pappzylinder und dem Topfe wurden mit schwarzer Watte verstopft. Als eine weitere Vorsichtsmaßregel bedeckten 3—5 cm Erde den Boden des Topfes inwendig, und der schwarze Pappzylinder wurde in diese Erde hineingedrückt. Um die Überheizung im Sonnenlicht zu verhindern, wurde der schwarze Zylinder mit großen Blättern weißer Pappe bedeckt, wobei man jedoch einen Luftraum zwischen den beiden Zylindern ließ.

Asparagus plumosus Baker var. *nanus*. Da das Verhalten dieser Pflanze in einer früheren Schrift[1]) erwähnt worden ist, soll hier nur das allgemeine Ergebnis berücksichtigt werden: Die Pflanze bildet, nachdem sie ein oder mehrere Jahre alt ist, lange kletternde Sprosse, welche keine Zweige oder assimilierende Nadeln entwickeln, bis der Sproß sich dem Ende seiner Verlängerung nähert. Das Winden kann entweder links- oder rechtsdrehend sein. Die Enden von vier solcher Sprosse wurden in Zylinder aus schwarzer Pappe eingehüllt: die Zylinder waren unten mit schwarzem Tuche verschlossen, welches an das untere Ende des Zylinders und an den Sproß gebunden war, um das Licht ganz auszuschließen. Oben waren sie mit schwarzen Pappdeckeln verschlossen. Die ersten Stützen waren Bambus-Stengel von 5 mm bis 10 mm im Durchmesser: sobald sich die Pflanzen über die Stützen erhoben, wurden ihnen Schnüre, 2 mm im Durchmesser, zum Klettern angeboten.

Der erste Sproß war beinahe bereit zum Winden, als er bedeckt wurde. Er wurde 20 Tage lang im Dunkelzylinder gehalten während er sich verlängerte. Seine Gesamtverlängerung während dieses Zeitraums betrug 108,5 cm. Er kletterte gar nicht die Stütze hinauf, sondern erhob sich in ziemlich gerader Richtung parallel mit der angebotenen Stütze. Die Versuche wurden im August im Gewächshause angestellt, bei einer Temperatur, die öfters bis auf 30° C stieg. Die Pflanze wuchs kräftig, als der Deckel entfernt wurde; und, nachdem man sie 4 Tage lang dem Lichte ausgesetzt hatte, begann sie das normale Winden.

---

1) F. C. Newcombe, Sensitive Life of *Asparagus plumosus*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 31, S. 13, 1913.

Die zweite Pflanze war im Winden begriffen, als man sie in einen Zylinder einschloß, setzte das Winden 3 Tage lang in der Dunkelheit fort, und erhob sich dann weitere vier Tage senkrecht neben ihrer Stütze, als ein Zufall dem Versuch ein Ende machte. Der eingeschlossene Sproß verlängerte sich 9 cm während der letzten 4 Tage im Zylinder.

Der dritte Sproß war am Winden, als er eingeschlossen wurde, wand sich dann während 4 Tage, erhob sich 53 cm während dieses Zeitraums, und erhob sich dann noch weitere 35 cm senkrecht neben seiner Stütze. Der Versuch war am zwanzigsten Tage nach dem Bedecken bei gutem Wachstum des Sprosses beendigt. Das Winden stellte sich ungefähr 72 Stunden nach der Entfernung des Zylinders wieder ein.

Myrsiphyllum asparagoides, Willd. Diese gewöhnliche Gewächshauspflanze ist, wie ihre schon berücksichtigte Verwandte, sowohl rechtswindend wie auch linkswindend. Der Diameter ihres Kreislaufs beträgt gewöhnlich 1 bis 3 cm. Ihre assimilierenden Phyllocladien bleiben unentfaltet über eine gipfelständige Strecke von einigen Zentimetern.

Alle Versuche an diesen Pflanzen wurden in Februar und März veranstaltet, daher war die Temperatur des Gewächshauses im Durchschnitt 7° C oder 8° C niedriger als bei den Versuchen mit *Asparagus*.

Fünf Pflanzen, welche sich um Stützen von 5 mm bis 7 mm Durchmesser wanden, wurden mit Dunkelzylindern bedeckt; nach 24 Stunden waren alle noch im Winden begriffen; aber 55 Stunden nachdem sie bedeckt worden waren, hatten alle aufgehört zu winden. Vier zeigten senkrechte Richtungen von 5 bis 10 cm Höhe, und die fünfte zeigte eine gerade Richtung von 10 cm, in einem Winkel von 30° C von der Senkrechten. Die Deckel wurden von allen Pflanzen um 5 Uhr nachmittags entfernt, und am nächsten Tage um ½12 Uhr vormittags hatten zwei Sprosse das Winden wieder begonnen, einer war noch in die Höhe gerichtet, und die zwei andern waren in dem warmen Sonnenschein verwelkt. Alle Pflanzen wuchsen kräftig, als die Deckel entfernt wurden, wie die täglichen Beobachtungen bewiesen.

Drei andere Pflanzen dieser Art wurden ein Jahr später als die fünf vorhergehenden benutzt. Alle drei waren im Winden begriffen als sie bedeckt wurden. Die erste Pflanze stellte das Winden 48 Stunden nach dem Bedecken ein, und wand während der

nächsten 4 Tage im Dunkeln gar nicht mehr. Drei Tage lang nach der Entfernung des Deckels fuhr der Sproß fort, aufrecht zu wachsen, fing aber am vierten Tage an zu winden. Was diese Pflanze und die zwei folgenden betrifft, so ist die langsame Wiederaufnahme des Windens wahrscheinlich dem Wolkenwetter während jener Zeit zuzuschreiben.

Die zweite Pflanze stellte das Winden einen Tag nach dem Bedecken ein, und wuchs 33 cm aufrecht bis zum 9. Tage, an welchem der Deckel entfernt wurde. Nachdem der Sproß 3 Tage lang dem Lichte ausgesetzt worden war, nahm er das Winden wieder auf, aber am nächsten Tage bei Wolkenwetter wuchs er wieder aufrecht, und setzte das Winden erst 3 Tage später wieder fort.

Die dritte Pflanze stellte das Winden 2 Tage nach dem Bedecken ein, wuchs dann während der folgenden 9 Tage 15 cm in wellenförmiger Richtung in die Höhe. Spätere Wiederaufnahme des Windens wurde nicht probiert.

Phaseolus vulgaris Linn. Diese Pflanze erzeugt bekanntlich, wenn sie sich der Windezeit nähert, einen fadenförmigen Stamm von 15 bis 20 cm Länge, an welchem sich die Blätter erst spät entfalten. Sie klettert linkswindend.

Es wurden nur drei dieser Pflanzen benutzt, und zwar im Dezember, wo es sehr wenig Sonnenschein gibt. Die Ergebnisse sind also nicht so gut, wie man es erwarten könnte.

Sechs Tage lang nach dem Bedecken setzten die 3 Stämme ihr Winden um die Draht-Stützen, 4 mm im Durchmesser, fort. Das Winden hörte am siebenten oder achten Tag auf, und wurde während der 5 folgenden Tage, währenddessen der Deckel benutzt wurde, nicht erneuert. Das Wachstum im Dunkeln, nachdem das Winden aufgehört hatte, betrug 6 bis 8 cm. Eine Pflanze zeigte eine senkrechte Strecke von 6 cm, eine andere eine senkrechte Strecke von 8 cm, und die dritte eine gerade Strecke von 4 cm, über welcher die Spitze in einer Länge von 2,5 cm sich von der Senkrechten um 20° neigte.

Diese 3 Pflanzen wurden 10 Tage lang nach der Entfernung des Deckels beobachtet, aber, trotzdem die etiolierten Stämme in ein dunkles Grün übergingen, war sehr wenig Verlängerung und gar kein Winden bemerkbar.

Phaseolus multiflorus, Willd. Diese Art windet nach links, die apikale Strecke von 10 bis 12 cm ist fadenförmig und entfaltet

ihre Blätter nicht. Es wurde nur dieser fadenförmige Teil in den Zylinder eingeschlossen, während eine beträchtliche Masse des ausgebreiteten Laubes im Lichte unter dem Zylinder gelassen wurde.

Pflanze 1, im Winden begriffen als sie bedeckt wurde, begann, nach 24stündigem Aufenthalt im Dunkeln, ihre letzte Windung gerade zu machen. Diese Pflanze wurde 16 Tage lang im Dunkeln behalten und machte nach dem Bedecken nur eine ganze Windung. Sie gab alle Versuche zu klettern auf, nachdem sie 3 Tage lang im Dunkeln gewesen war. Ihre ganze Verlängerung im Dunkeln betrug 135 cm. Größtenteils wuchs sie parallel mit der Drahtstütze, welche 2 mm im Durchmesser hatte. Ihre Spitze war für den größten Teil der letzten 10 Tage gänzlich aufrecht. Wenn sie nicht aufrecht war, waren die gipfelständigen 15 mm in einem Winkel von 30° bis 60° mit der senkrechten Strecke nach unten geneigt. Um zu verhindern, daß diese große Länge des Stammes von dem senkrechten Draht wegfiel, wurde der Stamm an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten an dem Drahte festgebunden.

Pflanze 2, im Winden begriffen als sie an demselben Tage wie Pflanze 1 bedeckt wurde, verhielt sich ähnlich, verlängerte sich 123 cm in dem Zylinder innerhalb der 16 Tage, die sie bedeckt war, und machte nur eine ganze Windung gleich nachdem sie der Dunkelheit ausgesetzt worden war. Diese eine Windung war eine lange Spirale, nicht weniger als 30 cm in vertikaler Höhe. Auf 50 cm oberhalb dieser letzten Strecke war der Lauf wellenförmig, nicht windend, und für die letzten 43 cm war der Stamm vertikal und gerade, indem die apikalen 15 mm meistenteils aufrecht waren, aber sich zuweilen sogar 60° von der Senkrechten wegneigten. Wie die vorhergehende Pflanze wand sie mit Unterbrechungen, nachdem sie bedeckt worden war, stellte aber nach 3 Tagen in der Dunkelheit jegliches Winden ein.

Pflanze 3 wurde wie Nr. 1 und 2 behandelt, wurde aber nur 10 Tage lang im Dunkeln behalten. Sie machte eine senkrechte Verlängerung von 70 cm nach dem Bedecken, begann unregelmäßige Nutation 3 Tage nach dem Bedecken, machte in den ersten 3 Tagen dreieinhalb Windungen um die Drahtstütze, verfolgte sodann einen wellenförmigen Lauf ohne zu winden, und wuchs endlich die letzten 34 cm parallel mit dem Drahte, mit meistenteils aufrechter Spitze.

Pflanze 4 war zu derselben Zeit und während desselben Zeitraums in der Dunkelheit. Sie machte 4 lange spiralige Windungen während der ersten 3 Tage nach dem Bedecken; schwankte einige Tage lang hin und her an dem Drahte vorbei, ohne zu winden, und wuchs die letzten 33 cm parallel mit dem Drahte, indem sie für 15 mm ihre Spitze 45° von der vertikalen Richtung wegneigte, als der Deckel endlich entfernt wurde. Ihr ganzes Wachstum in dem Zylinder betrug 83 cm.

Die zwei letzten Pflanzen erneuerten das Winden 24 Stunden nach der Versetzung in das Licht.

Senecio scandens Buch-Ham. Diese Art bringt sowohl windende wie nichtwindende Sprosse hervor. Die windenden Sprosse klettern linkswindend: nachdem sie unter Gewächshausbehandlung eine Höhe von 40 cm bis 100 cm, oder mehr, erreicht haben, stellen sie die Verlängerung ein und beendigen ihr Wachstum in einem Büschel von Infloreszenzen.

Bei zwei Pflanzen wurden die oberen windenden Teile in Dunkelzylindern eingeschlossen im März, als die Temperatur im Gewächshause zwischen 12° C nachts und 28° C bei Sonnenschein wechselte. Nach 3 Tagen in der Dunkelheit wurde das Winden unregelmäßig. Die eine Pflanze stellte endlich das Winden nach 9 Tagen im Dunkeln ein, die andere nach 15 Tagen. Da die Pflanzen über die stützenden Drähte hinauswuchsen, wurden die Drähte 1.5 mm im Durchmesser verlängert. Die Pflanzen fuhren fort kräftig zu wachsen, wanden aber nicht, und die Deckel wurden 24 Tage, nachdem sie über die Pflanzen gebracht worden waren, entfernt. Eine Pflanze wuchs 49,5 cm in der Dunkelheit, wovon die letzten 15 cm parallel mit dem Drahte liefen. Die zweite Pflanze wuchs 40 cm nach dem Bedecken, wobei die letzten 11 cm gerade waren. Die dritte Pflanze, welche 13 Tage nach dem Bedecken ihre erste Windung machte, wuchs 12 cm aufrecht in den letzten 11 Tagen ihres Aufenthaltes in der Dunkelheit. Keine Pflanze hatte ihr Wachstum im Dunkeln eingestellt.

Eine der vorhergehenden Pflanzen erneuerte ihr Winden nach 3 Tagen im Lichte, die andere nach 4 Tagen im Lichte. Beide Pflanzen entwickelten Blätter und Blumenknospen nach 7 Tagen im Lichte und beendigten so ihre Verlängerung.

Zwei andere *Senecio*-Pflanzen wurden im Dezember bedeckt. In 3 Tagen hatten beide das Winden eingestellt. Nach weiteren

2 Tagen im Dunkeln hatte sich keine von beiden um den Draht, 4 mm im Durchmesser, gewunden. Eine Pflanze hatte einen geraden distalen Teil, 82 mm lang, welcher sich in einem Winkel von 30° von dem Drahte wegneigte. Die andere hatte eine aufrechte Strecke von 60 mm.

Die Deckel wurden 5 Tage nach der Anwendung entfernt, und die Pflanzen fingen wieder an zu winden 3 Tage nachdem sie dem Lichte wiedergegeben worden waren.

Drei andere Pflanzen wurden am 31. Januar mit den Dunkelzylindern bedeckt. Nach 4 Tagen war die Zirkumnutation in zweien unregelmäßig geworden, und 6 Tage nach dem Bedecken zeigten alle 3 Pflanzen, daß sie, schon geraume Zeit vorher, das Winden eingestellt hatten. Zwei dieser Pflanzen fuhren langsam zu wachsen fort (die Temperatur war fortwährend niedrig, von 10° bis 15° schwankend), 13 Tage nach dem Bedecken, als die Deckel entfernt wurden. Nach 10 Tagen im Lichte erneuerten sie das Winden, aber zögernd, indem sie bald den Draht völlig oder teilweise umschlangen, bald sich zu einem Wachstum von einigen Zentimetern parallel mit dem Drahte aufrichteten. Die dritte Pflanze wurde 23 Tage lang im Dunkeln aufbewahrt und wuchs kräftig während dieser ganzen Zeit, indem sie 74 cm an Länge zunahm. Sie nutierte unregelmäßig in den 15 mm ihrer Spitze, wand aber nicht in der Dunkelheit während der letzten 19 Tage. Sie wuchs noch kräftig, als der Deckel entfernt wurde. Sieben Tage nach Entfernung des Deckels erneuerte der Stengel das regelmäßige Winden um den Draht.

Ipomoea-bona-nox Linn. Diese Pflanzen haben die allgemeine Gewohnheit des Wachsens ihrer besser bekannten Verwandten, *Ipomoea purpurea*. Von drei windenden Pflanzen bei einer Temperatur von 15° bis 26°, wurden die oberen 15 bis 20 cm in Dunkelzylindern eingeschlossen. Eine Pflanze wurde nach dem Bedecken täglich beobachtet. Sie wand 5 Tage lang im Dunkeln, und machte am letzten Tage, im Vergleich mit den älteren, eine sehr lange und steile Windung. Darauf erhob sich die Spitze aufrecht am Drahte entlang.

Die anderen zwei Pflanzen wurden 10 Tage lang nach dem Bedecken nicht beobachtet. Sie hatten sich während dieses Zeitraums ungefähr einen Meter verlängert, und über die Hälfte dieses Wachstums war aufrecht und parallel mit dem Drahte. Man darf also annehmen, daß das Winden 4 oder 5 Tage nach dem Be-

decken eingestellt wurde. Alle drei Sprosse waren in kräftigem Wachstum begriffen, als die Deckel entfernt wurden.

Ipomoea purpurea Roth. Bei drei Pflanzen der *Ipomoea purpurea* wurden die oberen Teile in Dunkelzylindern eingeschlossen und durften so wachsen und sich um senkrechte eiserne Drähte, 2 mm im Durchmesser, winden. Dieser Versuch wurde im Mai und Juni im Gewächshause ausgeführt, wo die Temperatur zwischen 15° und 30° schwankte. Man ließ die windenden Stengel 17 Tage im Dunkeln wachsen, in welcher Zeit sie um 120 cm bis 135 cm zunahmen. Drei andere Pflanzen unter denselben Umständen ebenso behandelt wuchsen 28 Tage lang in den Zylindern und fügten ihren ursprünglichen Windungen 180 bis 210 cm zu. Als der Versuch beendigt wurde, waren die sechs Pflanzen noch im Wachsen begriffen, und hatten das Winden noch nicht völlig eingestellt, obgleich gute Anzeichen vorhanden waren, daß das Winden aufgehört haben würde, falls man den Versuch lange genug fortgesetzt hätte. Auch ist noch zu bemerken, daß die Beobachtungen der letzten 3 Wochen, gewisser Umstände halber, nur unvollständig gemacht werden konnten.

Am 7. und 8. Tage, nachdem man die Sprosse in die Zylinder getan hatte, zeigten drei der sechs Pflanzen die Schraube steiler als vorher, die Spitzen hatten ihren charakteristischen, zurückgebogenen Haken verloren und an Stelle desselben war ein aufrechter Teil des Stammes für 3—4 cm mit dem Drahte parallel aufgetreten: diese senkrechte Strecke, welche in eine 1,5 bis 2 cm lange Spitze auslief, neigte sich ungefähr 45 % von der vertikalen Richtung. Mit einem so beschaffenen Stamm wie dieser ist das Klettern unmöglich, und die drei Sprosse stellten einstweilen das Winden ein, erneuerten es aber bald wieder.

Verteilung des Wachstums im verdunkelten und im beleuchteten Stamm.

Der End-Haken. Wie allen Beobachtern bekannt ist, läuft die Spitze einer Pflanze, welche sich um eine geeignete Stütze windet, in einen Haken aus, welcher ein Segment eines Kreises oder einer Schraube ist. Seine Länge kann sich im Umkreis auf 5 mm bis mehrere Zentimeter belaufen, je nach der Art der Pflanze: und an derselben Pflanze kann die Länge zu verschiedenen Zeiten bedeutend schwanken. Ich habe die Länge des Hakens

im Umfang schon so gering wie 5 mm bei *Myrsiphyllum* wahrgenommen und andererseits so groß wie 4 cm bei *Phaseolus multiflorus*. Die Ebene dieses Hakens ist bald horizontal, bald aber auch an derselben Pflanze irgendwie unter der Horizontalen oder über derselben. Dieser Endteil kann außer dem Haken noch andere Gestalten annehmen; er kann ganz gerade werden, indem er sich in irgend welche Richtung von der horizontalen zu der vertikalen gerade ausstreckt. Besonders bei *Myrsiphyllum asparagoides*, *Senecio scandens* und *Phaseolus multiflorus* habe ich bemerkt, daß dieses terminale Segment 5—15 mm aufrecht stand, während der Stamm normal um den stützenden Draht kletterte.

Die vorhergehenden Beobachtungen, welche sich leicht bestätigen lassen, beweisen, daß dieser Haken oder dieses terminale Segment sehr wenig mit dem Klettern des Stammes zu tun hat. Es ist wahr, daß man oft diesem terminalen Segment als einer Fortsetzung der Schraube weiter unten am Stengel begegnet: man könnte auch bei dieser Wahrnehmung geneigt sein, diesen terminalen Teil für ein wesentliches Stück des Mechanismus des Kletterns zu halten. Aber wenn man den Stamm beobachtet, so wird man früher oder später die Wahrnehmung machen, daß der apikale Teil die gewöhnliche Schraube verläßt und seine relative Richtung und Lage radikal ändert.

Die Form, welche die herabhängende Sproßspitze annimmt, wenn sie über die Stütze hinausgewachsen ist, dient dazu die Ansicht zu bestärken, daß das apikale Segment an dem Klettern keinen Anteil nimmt. Wenn man die Sproßspitze des *Phaseolus multiflorus* oder der *Ipomoea purpurea* sich über die Stütze erheben läßt, so fährt der Stamm weiter unten fort sich um die Stütze zu winden, obgleich etwa 4 oder 5 cm der Spitze über die Stütze hinaus sind. Nur wenn etwa 6—10 cm der Spitze über die Stütze hinausgestiegen sind, wird dem Klettern dadurch Einhalt getan, daß der Sproß sich in seiner Zirkumnutation über dem Ende der Stütze bewegt. Das freie Ende des Sprosses nimmt gewöhnlich die Form eines S an, wie es Sachs[1]) beschreibt. Sachs nahm mit Recht an, daß dieser freie S-förmige Teil in Wirklichkeit eine Schraube sei. Man braucht nur ein Stäbchen durch die Schlingen einer solchen freien Stammspitze zu stecken, um die-

---

1) Julius Sachs, Notiz über Schlingpflanzen. Arbeit. Bot. Inst. Würzburg, Bd. 2, S. 719, 1882.

selbe in eine solche Schraube zu verwandeln, wie man sie beim normalen Klettern wahrnimmt. Bei seiner Zirkumnutation fährt der freie Stamm fort sich im Kreise zu drehen mit der Stütze als Zentrum: und wenn die Ebene des S horizontal ist, so bemerkt man, daß die äußere Schlinge des S herumgetragen wird mit ihrer konvexen Seite nach vorne. Diese Erscheinung demonstriert wieder, daß die Wachstumsbeziehungen des ältern Teiles des windenden Stammes allein genügen, um das Winden des Stammes herbeizuführen ohne Hilfe des Endhakens.

Wenn die Stammspitze frei von der Stütze schwingt, so stimmt die Ebene des obersten Stückes von 1—3 cm nicht immer mit der Ebene der Krümmung näher an der Stütze überein. In einem solchen Falle liegen die Schlingen des S in Ebenen, die einen größeren oder kleineren Winkel miteinander machen, sogar mit einer Divergenz von 90°. Bei einem solchen Verhältnis, wenn die proximale Krümmung horizontal ist, ist die Gipfelkrümmung vertikal. Diese Tatsachen zeigen, daß das oberste Segment eines windenden Stammes mehr oder weniger unabhängig von dem mehr proximalen Teil des Stammes nutiert.

Der Verlust der Fähigkeit zum Klettern in der Dunkelheit. Wenn ein windender Sproß von dem Lichte entfernt wird, bemerkt man bei den meisten hier beobachteten Arten eine Störung des Windens innerhalb 48 Stunden, und bei *Myrsiphyllum* innerhalb 24 Stunden. Diese Störung tut sich kund durch das steilere Neigen der Windungen der Schraube, durch die Verkleinerung des Umkreises der Nutation, und dadurch, daß die Spitze immer weniger häufig die Stütze umschlingt. Bei den meisten Individuen aller 7 beobachteten Arten, außer bei der Art *Ipomoea purpurea*, hörte das regelmäßige Winden schon innerhalb 4 Tage nach der Entfernung vom Lichte auf. 6 bis 7 Tage genügen bei der Sommerhitze, um eine völlige Vergeilung zu bewirken; jedoch genügen nicht ein Tag für *Myrsiphyllum* und 2 bis 3 Tage für *Senecio* und *Phaseolus multiflorus*, um völlige Vergeilung herbeizuführen, obgleich sie hinreichen, um das Einstellen des Windens zu verursachen. Beachtenswert ist auch, daß in keinem Falle eine Pflanze das Wachsen einstellte mit dem Aufhören des Windens. Also ist die Bemerkung von de Vries und Sachs, daß das Aufhören des Windens mit der Vergeilung zusammenfalle, nicht allgemein wahr und ist ohne große Bedeutung.

In der obigen Erklärung wird die Zeit des Aufhörens des Windens mit wenig Bestimmtheit angegeben. Wie gesagt, stellt sich das regelmäßige Winden in 1 bis 3 Tagen bei 6 von den 7 beobachteten Arten ein. Nach dem Aufhören des regelmäßigen Windens verhält sich der Stamm sehr unregelmäßig. Bei *Asparagus plumosus* und *Myrsiphyllum asparagoides* gibt es selten ein Fortsetzen des Windens in der Dunkelheit. Bei *Senecio scandens*, *Phaseolus multiflorus* und *Ipomoea purpurea* hingegen erhebt sich der Stamm, nachdem er das regelmäßige Winden eingestellt hat, senkrecht neben seiner Stütze einige Stunden oder einen Tag lang, windet sich dann einmal oder weniger als einmal um die Stütze, schiebt noch eine senkrechte Strecke ein und dreht sich dann vielleicht noch einmal um die Stütze. Alle diese späteren Drehungen um die Stütze sind jedoch sehr lose, sehr steil und in der Regel unvollständig. Früher oder später, das heißt innerhalb 2 bis 8 Tagen, hört der Stamm, außer bei *Ipomoea purpurea*, auf, sich um die Stütze zu drehen, während er noch kräftig wächst; später erhebt er sich parallel mit der Stütze oder schwankt ein paar Grade von einer Seite zur andern. Dieser Verlust des Windens ist nicht der Einengung des Kreislaufes der Zirkumnutation zuzuschreiben, da diese Stämme sich an Drähten, 0,5 mm im Durchmesser, nicht anders verhalten.

Die unmittelbare Ursache des Verlustes des Windens ist der Verlust des einseitigen Wachstums im Stamme eine beträchtliche Entfernung rückwärts von der Spitze — bei den meisten der beobachteten Pflanzen mehrere Zentimeter rückwärts von der Spitze. Oben ist gesagt worden, daß es eine apikale Strecke des Stammes, 5 mm bis einige Zentimeter lang, gibt, welche mehr oder weniger unabhängig von dem mehr proximalen Teil zirkumnutiert. Deshalb sieht man oft auf einem Stamm, der vor kurzem das Winden im Dunkeln eingestellt hat, die apikalen 1—2 cm in einem scharfen Winkel mit dem aufrechten Teil des Stammes nach unten gebogen. Dieses apikale Segment zeigt gewöhnlich irgend eine Richtung zwischen der aufrechten und der horizontalen Lage.

Auf *Senecio scandens* und *Myrsiphyllum asparagoides* habe ich ganze Tage verwandt, indem ich alle 15 bis 30 Minuten das Verhalten dieses gipfelständigen Abschnitts in der Dunkelheit und im Lichte beobachtete. Ich bin zu der Überzeugung gekommen, daß sein Verhalten völlig unabhängig ist von dem übrigen Teil des Stammes.

Es mag diese Spitze bei diesen zwei Arten, nachdem der Stamm das Winden im Dunkeln eingestellt hat, stundenlang alle Nutation aufgeben; aber wenn sie sich bewegt, bewegt sie sich fast immer in einer mehr oder weniger regelmäßigen Ellipse. Die allgemeine Richtung ist dieselbe wie die des sich windenden Stammes, d. h. rechts- oder linkswindend. Aber die Ebene ihres Umlaufes kann vertikal sein, horizontal oder in irgend einem Winkel zwischen den beiden, und sie ändert auch diese Ebene öfters. Überdies ist ihr Fortschritt durch manche Unregelmäßigkeiten solcher Art gekennzeichnet, daß man sie kaum zwingen kann, eine Schnur oder einen Draht zu umschlingen, die auf ihren Pfad gespannt werden Ihr Pfad ist vielleicht nicht regelmäßiger als derjenige vieler Sämlinge und anderer nicht windender Pflanzen, die von verschiedenen Autoren beschrieben worden sind.

Diese nutierende gipfelständige Strecke des Stammes gibt allmählich allem Anschein nach die Zirkumnutation auf und erhebt sich zur Senkrechten, aus welcher Lage sie sich auf kurze Zwischenräume wieder biegen mag. Der ganze Stamm hat jetzt sein einseitiges Wachstum verloren und ist ein orthotropes, negativgeotropisches Glied geworden.

Der Verlust dieses schraubig fortschreitenden, einseitigen Wachstums kann der Dunkelstarre nicht zugeschrieben werden; denn die Stammspitze ist noch für die Schwere empfindlich. Wenn ein solcher orthotroper Stamm gewaltsam zur Seite gebogen und in dieser Lage befestigt wird, so kehrt er in der Dunkelheit zu der senkrechten Richtung zurück. Es geschieht öfters, wenn ein Stamm in der Dunkelheit die Fähigkeit des Windens verliert, daß er eine plagiotrope Lage einnimmt, 10^{0} bis 30^{0} von der Senkrechten und in dieser Richtung tagelang weiter wächst und endlich vielleicht eine völlig aufrechte Lage einnimmt. Diese plagiotrope Richtung ist bei Individuen einiger Arten, die bei dieser Untersuchung benutzt wurden, vorgekommen. Solche schräg wachsenden Stämme wurden aufrecht an Stützen gebunden, aber durch nachheriges Wachstum kehrten sie zu ihrer schrägen Lage zurück und bewiesen dadurch, daß die Lage plagiotrop ist. In einem solchen Falle wurde das schraubig fortschreitende, einseitige Wachstum des windenden Stammes so verändert, daß der Stamm die Lage des Gleichgewichtes im Dunkeln in einer plagiotropen Richtung fand.

Dieses Verhalten der windenden Stämme, wobei sie ihr schraubig fortschreitendes, einseitiges Wachstum in gleichmäßig verteiltes,

allseitiges Wachstum verwandeln, den Orthotropismus an Stelle des schraubigen Wachstums, oder plagiotropes Wachstum an Stelle des schraubigen Wachstums setzen, kann man einreihen unter die Erscheinungen der Umstimmung, die von einem Wechsel der Umgebung abhängig sind. Wie das Alter die geotropische Stimmung des Blumenstengels des *Papaver* verändert, wie das bloße Vorhandensein von Licht die geotropische Stimmung des Rhizoms der *Circaea* verändert, damit der Diageotropismus sich in positiven Geotropismus umwandelt, so dürfen wir annehmen, daß der windende Sproß im Lichte auf die Schwere durch Zirkumnutation reagiert, welche veranlaßt wurde durch schraubiges einseitiges Wachstum, während bei der Abwesenheit des Lichtes seine Reaktion sich in Form eines negativen Geotropismus zeigt, veranlaßt durch gleichmäßig verteiltes, allseitiges Wachstum.

Die Beweisführung ist klar, daß dieses einseitige Wachstum einige Zentimeter unterhalb der Spitze bei den meisten Pflanzen das Winden verursacht, und daß die Pflanze in der Dunkelheit dieses einseitige Wachstum aufgibt. Es ist der unterste Teil des Stammes mit dem einseitigen Wachstum, welcher dieses Wachstum zuerst aufgibt und die Veränderung schreitet stets fort, bis die Spitze selbst orthotrop wird. Tagelang ehe die Spitze selbst orthotrop wird, hört das Winden auf durch den Verlust des schraubig fortlaufenden Wachstums in einiger Entfernung unterhalb der Spitze.

Wiederaufnahme des Windens nach der Beleuchtung. Die Erscheinungen, welche mit der Wiederaufnahme des Windens verbunden sind, nachdem die Pflanze wieder dem Lichte ausgesetzt ist, sind nicht ohne Interesse. Dies ist bei vier der sieben Arten genau beobachtet worden. In allen Fällen war der Sproß aufrecht oder beinahe aufrecht, als die Dunkelbedeckung entfernt wurde, und alle Pflanzen gingen durch dieselben Stufen: nachdem sie dem Lichte mehrere Stunden oder einen bis zwei Tage lang wiedergegeben worden war, bewegte sich die Spitze des Stammes langsam von der senkrechten Lage, und es griff das einseitige Wachstum weiter unten am Stamme um sich, so daß bald eine Strecke von mehreren Zentimetern einen Winkel mit der Senkrechten zeigte. Die gipfelständigen 1 bis 2 cm krümmten sich oft in einem andern Winkel als die 2 oder 3 cm die ihnen zunächst lagen. Das Winden wurde nicht wieder aufgenommen, bis die untere Krümmung im Stamm sich gebildet hatte, deren Fortschritt nach oben die Spitze um die Stütze bewegt. Während diese niedere Krümmung sich gebildet hatte, nutierte der Gipfel des

Stammes mehr oder weniger unregelmäßig und völlig unabhängig von der unteren Krümmung oder dem unteren Winkel. Selbst wenn sich die Bewegung des Gipfels 1—2 cm in Zirkumnutation befinden sollte, so würde doch die Ebene seiner Bahn zu schräg und der Durchmesser seines Umlaufes zu kurz sein, um die Spitze auch um den feinsten Draht zu bringen. In der Tat, wenn diese kurze gebogene Spitze sich auf ihrem untern Teil, während der Draht senkrecht war, zu drehen versuchte, wurde ihre Bewegung stets von dem Draht verhindert, welcher die Spitze bewegungslos hielt bis die zunehmende Spannung genügte, um die Spitze an dem Draht vorbei zu ziehen, aber nicht um den Draht herum zu schlingen. Um die ganze Erscheinung in einem Satz zu beschreiben, kann man sagen, daß der Wiedergewinn des Windens genau die Umkehrung des Prozesses seines Verlustes ist.

Es ergab sich, daß die für den Wiederbeginn der Fähigkeit des Windens nötige Zeit, nachdem die Pflanze dem Lichte wiedergegeben worden war, mit der Temperatur, dem Zustande der Pflanze, und mit anderen unbestimmten Bedingungen wechselte. 7 Pflanzen des *Senecio scandens* nahmen das Winden wieder auf, 3 in 3 Tagen, 1 in 4 Tagen, 1 in 7 Tagen und 2 in 10 Tagen. Bei diesen Versuchen schwankte die Temperatur zwischen 12° und 20°. Zwei Pflanzen des *Asparagus plumosus* nahmen in der Sommerhitze nach ungefähr 72 Stunden nach der Entfernung der Bedeckung das Winden wieder auf. Von den Individuen des *Myrsiphyllum* nahm eines in 4½ Tagen das Winden wieder auf, das andere in 8 Tagen; man darf aber dieser ungemein langsamen Wiederaufnahme des Windens keine große Bedeutung beilegen, da das Wetter zu dieser Zeit kalt war, und es wenig Sonnenschein gab. Zwei andere Pflanzen dieser Art nahmen bei wärmerem Wetter innerhalb 18½ Stunden nach der Entfernung der Bedeckung das Winden wieder auf. Zwei Pflanzen des *Phaseolus multiflorus* waren bei einer Temperatur, die von 20° bis 30° schwankte, entschieden im Winden begriffen 24 Stunden nach der Entfernung der Bedeckung, wanden sich aber noch nicht 1½ Stunde früher.

Zusammenfassung.

Die vorhergehende Untersuchung liefert das Beweismaterial, um zu zeigen, daß 6 unter den 7 benutzten Arten der Pflanzen die Fähigkeit des Windens verlieren, nachdem sie einen Tag lang bis

15 Tage lang in der Dunkelheit gehalten worden sind, die meisten schon innerhalb 4 Tage. Dieser Verlust des Windens ist nicht dem Aufhören des Wachsens zuzuschreiben, denn alle Individuen fahren fort tagelang im Dunkeln zu wachsen, nachdem sie das Winden eingestellt hatten. Die Fähigkeit, nach einem fortgesetzten Aufenthalt in der Dunkelheit zu wachsen, ist der dazu benutzten Methode zuzuschreiben, nach welcher man den größten Teil der Pflanze im Lichte bleiben ließ, während nur der Gipfel des Sprosses bedeckt wurde.

Die dazu benutzten Pflanzen zeigten einen spezifischen Unterschied in der Bereitwilligkeit, mit welcher sie das Winden einstellten. Dieser Punkt ist nicht genau festgestellt worden, da ja die Versuche bei verschiedenen Temperaturen durchgeführt wurden: aber das Beweismaterial zeigt, daß bei einer Temperatur von 18° bis 24° *Myrsiphyllum asparagoides* im Dunkeln in 1 bis 2 Tagen das Winden einstellt, *Asparagus plumosus* in 3 bis 4 Tagen, *Phaseolus multiflorus* in 3 Tagen, *Senecio scandens* in 4 Tagen, *Ipomoea bona-nox* in 5 Tagen und *Phaseolus vulgaris* in 6 Tagen. *Ipomoea purpurea* setzte das Winden in meinen Versuchen fort während ihres ganzen Aufenthaltes im Dunkeln — 28 Tage. Das Verhalten der letztgenannten Pflanze stimmt mit den Aufzeichnungen Mohls und Duchartres überein.

Manche der Erscheinungen des Verlustes der Fähigkeit des Windens sind mit denen der Vergeilung verwandt: es werden die Internodien länger, und es wird die Schraube steiler. Die windende Stammspitze hat zwei Strecken der Nutation, eine terminale Strecke von 5 mm bis auf ein paar Zentimeter Länge, und eine mehr proximale Strecke, welche von der ersteren nach unten einige Zentimeter am Stamme reicht. Es ist das einseitige, schraubig fortschreitende Wachstum der proximalen Strecke, welche den Gipfel des Stammes um die Stütze herumführt und dadurch das Winden herbeiführt. Der mehr distale, kurze terminale Teil des Stammes wird durch Zirkumnutation des unteren Teiles herumgetragen, und dieser distale Teil nutiert unabhängig von dem unteren Teile und hat in der Regel keinen Anteil an dem Akte des Windens.

Wenn als Folge von der Entfernung des Lichtes das Winden unregelmäßig wird und endlich aufhört, so ist die Wirkung dem Umstande zuzuschreiben, daß der untere der beiden nutierenden Teile des Stammes allmählich das schraubig fortschreitende Wachstum verliert. Dieser untere Teil wird dann gerade, entweder in

der senkrechten oder in der schrägen Lage. gewöhnlich in der senkrechten. Diese Annahme der orthotropen oder plagiotropen Lage des Stammes ist nicht die Folge der Dunkelstarre, da der Stamm bereitwillig auf die Schwere reagiert, wenn er aus der Lage versetzt wird, die er eingenommen hat.

Der terminale Teil des Stammes, 5 mm bis 4 cm lang, behält gewöhnlich seine Nutation oder Zirkumnutation eine längere Zeit bei als der untere Teil und kann unterbrochene Nutation viele Tage lang. nachdem jegliches Winden aufgehört hat, zeigen.

Ein Sproß, der die Fähigkeit des Windens durch einen Aufenthalt im Dunkeln verloren kat, gewinnt gewöhnlich diese Fähigheit wieder in 1 bis 4 Tagen, nachdem er bei günstiger Temperatur dem Lichte wiedergegeben worden ist.. Das Fortschreiten der Erscheinungen ist das Gegenteil von denjenigen, welche den Verlust des Windens begleiteten: die terminalen 5 mm bis 40 mm fangen an stärker zu nutieren. später beginnt der Teil weiter unten am Stamm unregelmäßige Nutation zu zeigen, und diese unregelmäßige Nutation geht allmählich in Zirkumnutation über, mit einem Radius, welcher groß genug ist, um die Spitze um die Stütze herumzuführen.

Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize.

Von

Johannes Buder, Leipzig.

Mit 10 Textfiguren.

I. Einleitung.

Seit den denkwürdigen Forschungen Engelmanns[1]) und Winogradskys[2]) bilden die schwefelführenden Purpurbakterien eines der anziehendsten Objekte der botanischen Physiologie, und es ist im höchsten Grade verwunderlich, daß man diesen reizvollen Organismen seither verhältnismäßig wenig Aufmerksamkeit schenkte.

Wenn wir von einzelnen kleineren Aufsätzen, die mehr dem gelegentlichen Besitz von gutem Materiale, als einem systematischen Studium des Gegenstandes ihre Entstehung verdanken, absehen, so bleiben fast nur zwei umfangreichere Arbeiten übrig, und auch diese gelten eigentlich nicht den roten Schwefelbakterien, sondern behandeln entweder nur die farblosen Schwefel- oder die schwefelfreien Purpurbakterien: die erste von Keil[3]), die zweite von Molisch[4]).

Beide Forscher legten das Hauptgewicht ihrer Untersuchungen auf die Erforschung des Stoffwechsels und, als Grundlage dafür, auf die Erlangung von Reinkulturen. Sie knüpfen also in der Arbeitsrichtung an Winogradsky an.

---

1) Engelmanns wichtigste Arbeiten über den Gegenstand stehen in Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 30 (1883), S. 95—124 und in der Bot. Zeitg., Bd. 46 (1888), S. 661 ff.

2) Winogradsky, S., Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien. Leipzig (1888).

3) Keil, Cohns Beiträge zur Biologie d. Pfl., Bd. 11 (1912).

4) Molisch, H., Die Purpurbakterien. Jena 1907.

Der verheißungsvolle Weg in das Studium der Reizbewegungen hingegen, den Engelmann wies, ist seither nicht wesentlich weiter verfolgt worden. Zwar berichtet Miyoshi[1]) einiges Neue über chemotaktische Reizerscheinungen, aber das Kapitel der Lichtreizbarkeit, das naturgemäß hier im Vordergrunde steht, ist seit Engelmann nur wenig bereichert worden. Ihrer Arbeitsrichtung entsprechend, haben Winogradsky und Molisch die hierher gehörigen Erscheinungen nur beiläufig behandelt und sind über Engelmanns Ergebnisse nicht wesentlich hinausgekommen.

Seit einigen Jahren mit dem Studium der phototaktischen Reizerscheinungen der Protophyten beschäftigt, wandte ich meine Aufmerksamkeit auch den Purpurbakterien zu, ursprünglich in der Absicht, aus der näheren Kenntnis des Verhaltens der relativ primitiven Formen Anhaltspunkte für das Verständnis der Reaktionsweise von höher organisierten Flagellaten und Algenschwärmern zu gewinnen.

Bald zeigte sich aber, daß bereits hier die Erscheinungen viel verwickelter liegen, als zu vermuten war, und so stieg der Umfang der Beobachtungen und Versuchsreihen im Laufe der Arbeit durch neu auftauchende Fragestellungen über den ursprünglich ins Auge gefaßten Rahmen hinaus, so daß ich die Untersuchungen jetzt noch nicht als völlig abgeschlossen betrachten kann. Deswegen sehe ich zunächst auch von einer zusammenfassenden Darstellung aller bereits gewonnenen Daten und der Diskussion sich daraus ergebender Gesichtspunkte ab und begnüge mich hier damit, einige wenige Ergebnisse in der durch den Ort gebotenen Kürze und dem Vorbehalt späterer ausführlicher Behandlung des Gegenstandes mitzuteilen.

Dies soll in der Weise geschehen, daß der eine Organismus, den die Überschrift nennt, das *Thiospirillum jenense,* in den Vordergrund gestellt wird, und nur gelegentlich als bemerkenswerte Parallelen und Gegensätze Chromatien und Rhodospirillen herangezogen werden. Da das *Thiospirillum jenense* eines der am wenigsten bekannten beweglichen großen Purpurbakterien ist, scheint es wünschenswert, sich nicht nur auf rein physiologische Fragen zu beschränken, sondern auch durch ein Eingehen auf die Morphologie und ähnliche Dinge den Leser mit dem Organismus vertraut zu zu machen.

So rundet sich die Arbeit zu einem allgemeineren Bilde des merk-

1) Miyoshi, M., Journal Coll. Science Univers. Tokyo, Bd. 10, 1897.

würdigen Bakteriums ab, und es ergibt sich von selbst eine Gliederung des Aufsatzes in zwei Teile, von denen der erste einige historische Notizen, einen morphologischen Abschnitt und Angaben über Vorkommen, Verbreitung und Kultur im Laboratorium enthält, während der zweite den mehr physiologischen Fragen gewidmet ist. Er bringt zunächst einen Abschnitt, der die Bewegungsart und Reizbeantwortung im allgemeinen beleuchtet, behandelt dann die Tätigkeit der Geißel auf Grund von Dunkelfeldbeobachtungen etwas ausführlicher und erörtert schließlich einige Probleme der Lichtreizbarkeit.

II. Historisches über den Organismus.

Der ehrwürdige Bericht Ehrenbergs über die Eigenschaften und die Entdeckung der „Jenaischen Schlangenmonade" lautet folgendermaßen:

> „Ophidomonas corpore spiraliter curvato tenuissimo, utroque fine aequaliter obtuso, 48^{vam} lineae partem longo, olivaceo fuscente"[1]).

Dazu die Erläuterung:

„Diese sehr eigentümliche Panzermonade, welche einem Spirillum ganz ähnlich ist, fand ich mit Herrn Prof. Weiß am 18. September 1836 in einem kleinen Bassin zum Wasserschöpfen bei der Kirche des Dorfes Ziegenhain bei Jena, gleichzeitig mit *Monas Okenii* und mehreren gewöhnlichen Arten von *Euglena*. Beim Schwimmen schlängelt sie sich wie ein *Vibrio*, untersucht man aber die Erscheinung genau, so schlängelt sie sich gar nicht, sondern ist ganz steif, aber spiralförmig gewunden wie ein gedehnter Pfropfenzieher. Das Wälzen um die Längsachse bedingt die optische Täuschung des Schlängelns. Ihre Bewegung ist rasch. Am Rande des Tropfens liegt sie bald still, macht aber dann noch langsam einen deutlichen Wirbel. Ein sehr feiner Rüssel ist von mir als Bewegungsorgan mehrmals deutlich erkannt worden. Es finden sich Formen von $^1/_2$ bis $2\,^1/_2$ Spiralen. Beim Stilliegen erkennt man die starre krumme Körperform, welche einen Panzer verrät, der ein Büchschen sein mag *(Urceolus)*. Im inneren Körper, der an Dicke $^1/_{14}$ der größten Länge, also $^1/_{672}$ Linie beträgt, sind 18—24 Magenbläschen, oft weniger, sehr deutlich zu erkennen. Weitere Strukturverschiedenheiten blieben verborgen. . . . ."

---

1) Ehrenberg, Die Infusionstierchen, Bd. I, S. 44.

Wenige Jahre später beschreibt er einen ganz ähnlichen Organismus aus Brackwasser bei Kiel mit ganz kurzer Diagnose:

„Ophidomonas corpore tenuiore, inter cellulas ventriculorum rubro colore repleto, magnitudine $^{1}/_{48}'''$. Prope Cilonium in aqua subdulci sanguinea"[1]).

Leider ist dies alles, was er darüber mitteilt. Mit Sicherheit kann als Unterschied gegenüber der ersten Art nur die Farbe geltend gemacht werden, die hier rot, dort olivbraun sein soll, ein Umstand, der nicht allzu sehr ins Gewicht fällt, da der Farbton der Purpurbakterien bekanntlich gewissen Schwankungen unterworfen sein kann. Überdies ersieht man nicht, ob die „blutrote" Farbe des Wassers nur von ihm verursacht wurde oder ob neben dieser Art, wie es wohl wahrscheinlich ist, noch zahlreiche andere rote Bakterien auftraten und der color ruber wirklich unter dem Mikroskope im einzelnen Exemplare beobachtet wurde.

Die Länge wird in beiden Fällen gleich angegeben, zu $^{1}/_{48}$ Linie = ca. 0,05 mm. Daß das eine Mal der Körper als tenuissimus, das andere Mal als tenuior bezeichnet wird, ist ziemlich belanglos. Übrigens ist wohl der Komparativ als „ziemlich dünn" zu verstehen und soll offenbar keinen Vergleich mit der anderen Art (also „dünner als *O. jenensis*") zum Ausdruck bringen, was Warming anzunehmen scheint.

Ob es sich bei der *O. sanguinea* um eine selbständige Art, oder nur um eine tiefer gefärbte Form der *O. jenensis* handelt, muß dahingestellt bleiben, bis Material vom gleichen Standorte etwa eine Entscheidung bringt. Jedenfalls handelt es sich aber um ganz nahestehende, wenn nicht identische Formen. Die gleiche Ansicht haben auch Cohn[2]) und Warming[3]), die die Ophidomonaden von neuem zu Gesicht bekamen, geäußert. Da das ihnen vorliegende Material marinen Ursprungs war, entschloß sich Cohn, es als *O. sanguinea* zu bezeichnen. Seiner Autorität folgte auch Warming und seither wird nun auch die Süßwasserform meist für *O. sanguinea* gehalten[4]).

Von Omeliansky wurde als *Thiospirillum Winogradskii* im Centralbl. f. Bakt. Abt. II, Bd. XIV, Seite 769 ff. ein *Thiospirillum*

1) Monatsber. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1840, S. 201.

2) Cohn, Beitr. z. Biologie d. Pfl., Bd. I, S, 171.

3) Warming, Vidensk. Meddelelser fra den nat. Forening i Kjöbenhavn 1875, S. 307 ff.

4) Kolkwitz z. B. in Kryptogamenflora der Prov. Brandenburg, Bd. V, S. 162.

beschrieben, das vermutlich ebenfalls mit *Th. jenense* identisch sein dürfte. Der Verfasser bezeichnet es in der Überschrift als farblos, sagt aber später selbst im Texte, daß es sich um ein farbloses oder fast farbloses und nur kaum braungrün gefärbtes (von mir gesperrt) Spirillum handle. Zudem geht aus seinen Ausführungen hervor, daß er *Th. jenense* nicht kannte. Die beigefügte Mikrophotographie läßt kaum einen Zweifel, daß ihm diese Art in einer nur schwach gefärbten Form vorlag, wie sie ja bei allen S-haltigen Purpurbakterien gelegentlich vorkommen.

Herrscht schon bei dieser großen Form einige Unsicherheit in der Literatur, so gilt dies für die kleineren Thiospirillen, deren es in den Gewässern der Leipziger Umgebung etwa 3—4 Arten gibt, in noch höherem Maße. Eine kritische Bearbeitung dieses Genus wäre daher zu wünschen. Die Bakterien-Floren lassen meist ganz im Stich, aber auch das Studium der Originalliteratur führt, wie man schon bei *Th. jenense* sieht, nicht immer zu völlig eindeutigen Ergebnissen, da offenbar manche Verkennungen und Doppelbenennungen vorliegen. Nach meinen bisherigen floristischen Ergebnissen, die sich auf einige Jahre erstrecken, kommt in Leipzigs Umgebung an den geeigneten Standorten nur eine große Art vor, die völlig mit Ehrenbergs *Ophidomonas jenensis* übereinstimmt und nach der Umtaufung des Genus durch Winogradsky also korrekt als *Thiospirillum jenense* (Ehrenberg) Winogradsky bezeichnet werden muß. Es ist der gleiche Organismus, den Bütschli[1]) im Jahre 1889 und später aus Ludwigshafen vor sich hatte.

Weitere Angaben über das, was Bütschli, Cohn und Warming zur Kenntnis des Organismus beigetragen haben, sind in die folgenden Abschnitte hineingeflochten.

III. Morphologisches.

Thiospirillum jenense ist ein Riese unter den Bakterien. Seine überraschende Größe — ich maß gelegentlich bis zu 100 μ Länge und 3,5 μ Dicke — läßt ihn schon mit den schwächsten Vergrößerungen erkennen. Durchschnittlich findet man Exemplare von 40—50 μ Länge und 3 μ Dicke, aber auch 60—70 μ lange sind keine Seltenheit. Form und Ausmaß der Schraubenwindung ist, wie schon Warming hervorhebt, von einiger Variabilität. Die

1) Bütschli, Über den Bau der Bakterien usw., Leipzig 1890. — Archiv f. Protistenkunde, Bd. 1, 1902.

Ganghöhe der Schraube schwankt zwischen 10 und 30 μ, die Weite des Schraubenganges etwa zwischen $^1/_2$ und $^1/_{10}$ der Ganghöhe.

Die Fig. 1 zeigt ein kleineres Exemplar. Die Mannigfaltigkeit der Form kommt in Fig. 2 zum Ausdruck, die von Warming stammt und die ich zur Bequemlichkeit des Lesers hier wiederhole.



Fig. 1.
Thiospirillum jenense. Vergr. ca. 1500. Kleineres Exemplar mit besonders deutlicher Zuspitzung des geißeltragenden Endes. *a* = das geißeltragende Ende eines anderen Exemplares, stärker vergrößert, zeigt das dichtere Plasma und eine Vakuole (vgl. Text S. 537). Die Geißeln sind bei *a* nicht in ihrer ganzen Länge gezeichnet.

Unser Organismus besitzt eine eigentümliche Färbung, die je nach der Dichte der Ansammlung, unter dem Mikroskope oder mit bloßem Auge gesehen, eine verschiedene Tönung aufweist. Einzelne Individuen erscheinen unter dem Mikroskope bei stärkeren Vergrößerungen und hoher Apertur des Beleuchtungskegels, wie Bütschli treffend bemerkt, fast farblos bis schwach sepiabraun oder grünlichbraun. Aggregationen von zahlreichen Exemplaren haben bei schwächerer Vergrößerung meist einen deutlich rötlichen Schimmer und die massenhaften Ansammlungen von Milliarden von Spirillen, die ich mehrfach als dicken Belag auf dem oscillarienreichen Schlick oder als dichte Wolken in der darüberstehenden Flüssigkeitsschicht der Kulturgläser beobachten konnte, hatten eine prächtig orangebraune Farbe[1]).

Fig. 2.
Thiospirillum (nach Warming) zeigt einige charakteristische Formen. Die Gestalt ist gut wiedergegeben, die Geißeln sind weniger gelungen.

1) Vgl. auch Kolkwitz, a. a. O., der auch einmal solche lachsbraunen Ansammlungen beobachtete.

Das Innere des Körpers ist meist dicht erfüllt mit Schwefelkugeln, den „Magenbläschen“ Ehrenbergs, deren Natur bereits von Cohn, Warming und Winogradsky richtig erkannt wurde.

Am einen Ende des Körpers sitzt ein ziemlich derbes Geißelsystem, der „feine Rüssel“, den bereits der Entdecker gesehen hatte. Den oben genannten späteren Beobachtern gelang es, bisweilen auch zwei, ja drei Geißeln zu unterscheiden. Es macht keine Schwierigkeiten, sie an ruhenden Exemplaren mit den Systemen D von Zeiß oder 7 von Leitz und mittleren Okularen zu erkennen. Beobachtet man solche Individuen im Dunkelfelde[1]), so fällt meist ein durch verschiedene Dicke hervorgerufener Helligkeitsunterschied auf, der von Fall zu Fall wechselt und bereits die Vermutung entstehen läßt, diese „Geißeln“ seien selbst noch Büschel von mehreren Einzelfäden. In der Tat gelang es mir

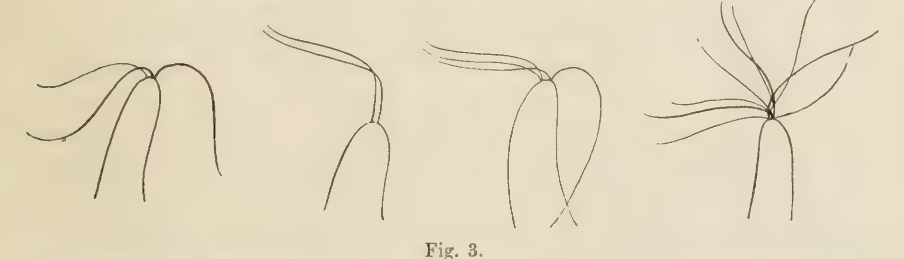


Fig. 3.
Geißelsystem von *Thiospirillum*, nach ruhenden Exemplaren im Dunkelfelde gezeichnet. Näheres im Texte.

bald, Exemplare mit 4, 5, 6, ja bis zu 9 Einzelgeißeln aufzufinden (vgl. Fig. 3), und im letzten Falle deutete eine Anzahl durch ihre größere Stärke an, daß der Schopf sich auch hier noch nicht in alle Komponenten ausgebreitet hatte. Setzen wir rund 20 als die Zahl der Einzelgeißeln, so ist dies also kaum zu hoch gegriffen. Normalerweise sind sie aber zu wenigen oder zu einem einzigen geschlossenen Schopfe zusammengelegt. Dies ist vor allem gewöhnlich bei der Bewegung der Fall, von der des näheren in einem späteren Abschnitte die Rede ist.

Das Geißelsystem der Thiospirillen verhält sich nach den obigen Ausführungen ganz ähnlich den Spirillen vom Typus etwa des *Sp. undula* oder *volutans*. Auch dort sind während der Tätigkeit die Einzelgeißeln alle zu einem Schopfe vereinigt, während

1) Vgl. S. 544. — Auch Bütschli sah später (1902, a. a. O.) in gefärbten Präparaten eine „Zerfaserung“ der Geißel in viele Fäden.

sie unter Umständen, so besonders bei der in der bakteriologischen Technik üblichen Methode des Fixierens durch Auftrocknen, sich entfalten und so in den gefärbten Präparaten bis zur Zahl von 20 und 25 erscheinen[1]). Da durch die Beobachtung bei Dunkelfeldbeleuchtung die Natur des Geißelschopfes für unseren Zweck hinreichend geklärt war, erübrigte es sich, die umständlichen Färbemethoden anzuwenden.

Die einseitige Lage des Geißelschopfes deutet bereits eine Polarität des Bakterienkörpers an. Eine solche kommt aber noch in anderen morphologischen Eigentümlichkeiten zum Ausdruck. Ich konnte nämlich feststellen, daß erstens das Geißelende stärker zugespitzt ist als das geißellose, zweitens, daß am Geißelende stets eine ± auffallende schwefelfreie Zone vorhanden ist, in der höchstens noch einige winzige Schwefelkörnchen liegen. (Vgl. Fig. 1.)

Die einseitige Verteilung des Schwefels ist bei einem kleineren Thiospirillum, das ich für *Th. Rosenbergi* (Warming) Migula halte, noch auffälliger.

Bei weiterem Verfolgen dieser Eigenschaft wurde auch erkannt, daß die Lösung des Schwefels bei Exemplaren von *Th. jenense*, die im umrandeten Objektträgerpräparate von der Zufuhr neuen Schwefelwasserstoffs abgeschlossen waren, ziemlich regelmäßig vom geißeltragenden Pole her erfolgte. Man kann dann in gewissen Phasen Individuen antreffen, bei denen die ganze Hälfte des Körpers schwefelfrei ist, während in der anderen noch ansehnliche Mengen gespeichert sind. Die weitere Aufzehrung dieses Restes geschieht dann nicht mehr in so regelmäßiger Folge. Umgekehrt wird bei reichlichen Mengen verfügbaren Schwefelwasserstoffs allmählich der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt und bei von Schwefel vollgepfropften Exemplaren bleibt schließlich nur ein ganz kleiner Raum in unmittelbarer Nähe der Geißelinsertion frei davon.

Die genannten Differenzierungen des Bakterienkörpers erschienen mir, je länger ich das Treiben der Spirillen unter dem Mikroskope verfolgte, desto auffallender, und ich war erstaunt, daß die alten Beobachter dieser Tatsache keine Erwähnung tun. Als ich die Literatur eigens mit Rücksicht auf diesen Punkt noch einmal durchstudierte, fand ich allerdings einige Andeutungen, sei es im

1) Vgl. z. B. Reichert, Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 51, 1909, und Fuhrmann, Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 25, 1909.

Texte, sei es in den Figuren. So erwähnt Cohn bereits[1]), daß die Schwefelkörnchen „mitunter ungleich verteilt“ sind, „so daß die eine Hälfte der Windung körnerlos, die andere durch übermäßige Körnchen fast undurchsichtig erscheint“, ohne aber die diesen extremen Fällen zugrunde liegende regelmäßige Verschiedenheit und die Beziehung zur Geißelinsertion zu erkennen. Ferner findet sich unter Warmings zahlreichen schönen Figuren eine (a. a. O., Fig. 8, Taf. VII), in der am Geißelende spärlichere Schwefelkörnchen gezeichnet sind, auch gelegentliche Andeutungen der Zuspitzung lassen sich bei aufmerksamen Durchmustern der Bilder erkennen, z. B. bei dem vierten Exemplare in unserer Fig. 2. Auch die auf Seite 533 genannte Mikrophotographie Omelianskys läßt die ungleichmäßige Verteilung der Schwefelkügelchen hervortreten. Schließlich habe ich noch bei Kolkwitz (a. a. O.) die hierhergehörige Notiz gefunden: „Am 15. Mai 1907 fand ich im Faulen See Exemplare, die an einem Ende schwach zugespitzt waren.“ Daß es sich dabei um das geißeltragende Ende und um eine regelmäßige Erscheinung handle, ist ihm entgangen.

Sehr auffallend ist die genannte Differenzierung der beiden Enden für den unbefangenen Beobachter also nicht, sie ist auch nicht an jedem Individuum gleich stark ausgeprägt. Ist man aber erst einmal darauf aufmerksam geworden, so hält es nicht schwer, sie an allen Exemplaren zu erkennen und bei einiger Vertrautheit mit den Organismen gelingt es auch bei rascher Bewegung, schon mit schwächeren Objektiven sich ein Urteil darüber zu bilden, welches der Geißelpol ist, ein Umstand, der für die späteren Versuche von Wichtigkeit wurde.

Gelegentlich erkannte ich im schwefelfreien Ende noch Andeutungen einer weiteren Differenzierung: kleine Körnchen oder Vakuolen, die ich aber nicht näher untersuchte (Fig. 1a). Ich möchte jedoch darauf hinweisen, daß Bütschli in der angeführten Arbeit auf Fig. 2a der Tafel am Geißelende eine Anzahl stark färbbarer Körnchen abbildet, die möglicherweise mit diesen Gebilden identisch sind.

IV. Vorkommen in der Natur und Kultur im Laboratorium.

Nach den Angaben neuerer Floren[2]) sollen die großen Thiospirillen selten sein; in der Tat sind sie ja nur von wenigen gefunden

1) F. Cohn, a. a. O., S. 169.

2) Kolkwitz, a. a. O.

worden. Warming allein berichtet, daß sie an den Küsten Dänemarks, besonders in ruhigeren Buchten, wo von den Wellen zusammengeführte, faulende Tangmassen sich anhäufen, in der auftretenden roten Bakteriengesellschaft häufige Gäste seien.

So dichte „Bestände", wie sie sich an den Meeresküsten des öfteren zu bilden scheinen, kommen nun im Binnenlande in der Tat nicht allzu häufig vor, und solche gelegentlichen Funde an bestimmten Lokalitäten sind es auch gewöhnlich, die in der Literatur erwähnt werden. Sie haben in vielen Fällen unmittelbar zum näheren Studium des Organismus angereizt[1]).

Auch in Leipzigs Umgebung finden sich einige Stellen, die gelegentlich größere Mengen von Thiospirillen verschiedener Art beherbergen. zu einzelnen Zeiten auch in massenhafter Vegetation. Außerdem ist unser Organismus in geringerer Zahl ziemlich überall in Tümpeln und Teichen verbreitet, wo im schwarzen, leicht nach Schwefelwasserstoff duftenden Schlick der Ufer *Typha*, *Acorus*, *Butomus* und andere Wasserpflanzen üppigere Bestände bilden; wo stets, besonders im Herbste und im Frühjahr, abgestorbene Pflanzenreste in Mengen verwesen und gewöhnlich einem recht bunten Gemische reizvoller Protophyten und abenteuerlicher Infusorien Aufenthalt und Nahrung bieten. Es sind fast stets die gleichen Wesen, die man aus den verschiedenen Tümpeln mit nach Hause bringt, wenngleich einzelne offenbar wieder besondere Ansprüche stellen und nur an ganz bestimmten Stellen gedeihen. Es wiederholen sich hier ganz getreu im kleinen die Verhältnisse, die von den Formationen der höheren Pflanzenwelt, etwa einer Sumpfwiese oder einem Auenwalde geläufig sind, wo zwischen den üblichen Charakterpflanzen hier und da ein weniger häufiger Gast auftaucht und dem Standort ein besonderes Gepräge verleiht. Während *Chromatium*, *Lamprocystis* sowie *Chloronium* und andere mehr zum regelmäßigen Bestande jener Lokalitäten gehören, sind die großen Thiospirillen schon weniger häufig — aber keineswegs selten. Ich habe unter Dutzenden von Proben, die ich zu verschiedenen Jahreszeiten und aus verschiedenen Tümpeln, die ihrem ganzen Charakter nach den genannten Bakterienbestand vermuten ließen, nur wenige heimgebracht, die bei genauerer Durchmusterung nicht wenigstens vereinzelte Thiospirillen enthielten.

Aus solchem Materiale kann man, wie allbekannt, nach

1) Z. B. Bütschli, Ehrenberg, Warming, Cohn.

Winogradskys Methode mit Rhizomstückchen und Gipsbröckchen Rohkulturen von allerlei Schwefelbakterien heranzüchten. Besonders bewährt hat sich mir dabei folgendes Verfahren.

Eine weithalsige Pulverflasche von $^1/_2$—$^3/_4$ Liter Inhalt wird etwa zur Hälfte mit zerkleinerten Rhizomen, Gips und dem vom natürlichen Standort mitgebrachten Schlick beschickt und mit Wasser überschichtet, wobei man dafür zu sorgen hat, daß die Pflanzenteile nicht nach oben geschwemmt werden. Das Gefäß fest zu verschließen, ist unnötig. Hat nach etwa einer Woche die lebhafte Entwicklung der schwärmenden Formen begonnen, so versenkt man die ganze, nun bis zum Überlaufen gefüllte Flasche in einen geräumigen Standzylinder, der einige Liter fassen kann, und füllt diesen soweit, daß der Wasserspiegel 10—20 cm über der Mündung der Flasche liegt. Die Zylinderöffnung wird mit einer Glasplatte überdeckt, und das Ganze an ein Nordfenster gestellt. Hiermit wird der Fehler vermieden, der gewöhnlich bei der Herstellung ähnlicher Kulturen begangen wird: daß die zur Verfügung stehende Wassermenge von vornherein zu klein ist und durch die abgeschiedenen Stoffwechselprodukte die ursprünglich recht üppige Entwicklung bald unterbunden und das Vorhandensein gut schwärmender, lebenskräftiger Exemplare in einigen Wochen unmöglich gemacht wird. Bei der geschilderten Anordnung liefert die verrottende Vegetabilienmasse und die Zersetzung des Gipses von unten her H_2S und die sonstigen Nährstoffe, während von oben her reines, sauerstoffhaltiges Wasser zur Verfügung steht. An der Grenze, also in der Flaschenmündung, versammeln sich nun Chromatien, Thiospirillen und andere Schwefelbakterien in dichten Scharen und füllen den Flaschenhals mit einer zarten roten Wolke, die sich Monate hindurch halten kann. Auch die Chloronien, verschiedene *Euglena*-Arten, *Phacus pleuronectes*, *pyrum*, *ovum* und viele andere Organismen, die man sonst nicht gerade häufig in den Kulturgefäßen der Laboratorien zu sehen bekommt, finden in der Mündung oder in den sich gewöhnlich in ihrer Nähe entwickelnden lockeren Watten von *Melosira*-Fäden eine geeignete Stätte.

Eine bestimmte Anreicherungsmethode, die es nun erlaubte, aus einem nur wenige Thiospirillen enthaltenden Schlick stets größere Massen möglichst reinen Materiales zu erhalten, habe ich allerdings nicht ausgearbeitet. Dies hatte ich auch um so weniger nötig, als mir mehrfach aus einigen Standorten der Leipziger Um-

gebung recht reichliche Mengen als Impfmaterial zur Verfügung standen, die in der angegebenen Art und Weise monatelang in Kultur gehalten werden konnten.

Aus solchen Kulturen wurden die Präparate für die mikroskopische Untersuchung hergestellt. Um größere Gleichartigkeit der Außenbedingungen zu erzielen, vor allem größere Schwankungen im Sauerstoffgehalte sowie Verdunsten zu vermeiden, erwies es sich als zweckmäßig, die Deckgläschen mit einem Gemisch von Paraffin und Vaselin, das sich hierfür als sehr geeignet bewährt hat, zu umschließen. Die Sauerstoffzufuhr wird dadurch nicht völlig unterbunden, aber auf ein für die Bedürfnisse der Spirillen und Chromatien geeignetes Maß herabgedrückt. Jedenfalls gelingt es leicht, auf diesem Wege die Bakterien tagelang aktionsfähig zu erhalten. Einzelne Präparate mit nicht zu dünner Wasserschicht, in der sich auch einige Detrituspartikel befanden, hielten sich sogar 10, 12 und 14 Tage lang ausgezeichnet. Die Zellen waren zwar schließlich ziemlich blaß und ausgehungert, fast alle schon nach wenigen Tagen völlig schwefelfrei, kamen aber in mäßigem Lichte täglich zu bestimmten Zeiten regelmäßig zum Schwärmen und zeigten auch lange Zeit hindurch die gleiche Empfindlichkeit für Lichtreize.

V. Allgemeines über Bewegungsweise und Reizbeantwortung der Thiospirillen.

Alle Beobachter, die eingehender über die Bewegung der Thiospirillen berichten, werden nicht müde, den fesselnden Anblick, den ein von zahlreichen Exemplaren erfülltes Präparat dem Mikroskopiker bietet, in lebhaften Farben zu schildern. In der Tat ist es ein außerordentlich anziehendes Schauspiel, Hunderte der winzigen Schlangen sich nach allen Richtungen durch das Gesichtsfeld schrauben zu sehen: hier in stetigen, geraden Bahnen, dort in unregelmäßig gekrümmten Linien. Bald hält ein Exemplar mitten im Laufe inne, um nach kurzer Ruhe wieder davon zu eilen, bald zuckt hier und dort eines auf ein kurzes Stück zurück und nimmt gleich wieder die ursprüngliche Bewegungsrichtung auf. Andere wieder ändern endgültig, aber in aller Ruhe und ohne jede Hast die eingehaltene Richtung, indem sie in der gleichen Bahnlinie, die sie bisher verfolgten, rückwärts schwimmen, so daß also der ursprünglich vorn befindliche Pol nunmehr das Hinterende bildet.

Auch seitliche Ablenkungen kommen vor, besonders häufig, wenn das Exemplar mit einem anderen seinesgleichen oder einem Detrituspartikelchen zusammenstößt. Einzelne bleiben auch gelegentlich am Objektträger mit dem einen Ende (dem geißellosen) hängen und wirbeln dann im Kreise umher.

Alle diese Erscheinungen kann man unter Umständen im gleichen Gesichtsfelde überblicken. Die Häufigkeit der oder jener Bewegungsart hängt in erster Linie von den Umständen ab, unter denen sich die Spirillen gerade befinden. So kommt es, daß in einzelnen Präparaten fast alle Exemplare sich mit ruhiger Stetigkeit in schnurgerader Bahn fortbewegen und nur eines und das andere ab und zu die rückwärtige Richtung einschlägt, wobei sich der Wechsel so ruhig vollziehen kann, wie bei einem Pendel am Wendepunkte seiner Schwingung, während im anderen Präparate alles in gleichsam nervöser Hast durcheinander wimmelt, bald größere, bald kleinere Kreise beschreibt, oder in kurzen Intervallen wie plan- und ziellos die Richtung wechselt, was dann auch nicht so ruhig abzulaufen pflegt, wie es oben beschrieben wurde, sondern in ein schreckartiges Zurückzucken übergehen kann.

Ich habe die Ursachen dieser Verschiedenheit nicht im einzelnen aufzudecken versucht, gehe aber in der Annahme kaum fehl, daß dafür in erster Linie die Konzentration der im Wasser gelösten Gase, vor allem des Sauerstoffs, der Kohlensäure und des Schwefelwasserstoffs verantwortlich ist, die wohl in genau abgestimmtem Verhältnis anwesend sein müssen, um eine ruhige Bewegung ebenso wie das Optimum der Lebensbedingungen zu gewährleisten.

Die Umkehr der Bewegungsrichtung erfolgt oft, ohne daß man Anhaltspunkte für die auslösende Ursache findet, während in anderen Fällen chemo-, tigmo- oder phototaktische Reize den nachweisbaren Anlaß dafür bilden. So kann man oft die Spirillen scharenweis ein kleines Detritushäufchen umgeben sehen, wo sie in der bekannten Weise phobotaktisch die Zone des Chemotaktikums bis an die Grenzen der wirksamen Konzentrationen durcheilen, um dort ihre Richtung in die entgegengesetzte zu ändern, wie dies für andere Organismen bereits schon von Rothert[1]), Jennings[2]) und anderen beschrieben worden ist.

Sehr prompt reagieren die Thiospirillen durch Umkehr auf

---

1) Rothert, Flora, Bd. 88, S. 388ff., 1901.

2) Jennings und Crosby, Amer. Journ. of Physiol., Bd. VI, p. 31—37, 1901.

sprungweise Veränderung der Beleuchtungsintensität. Verdunkelt man auf irgend eine Weise das Gesichtsfeld, so kehren, wie auf Kommando, sämtliche Exemplare ihre Schwimmrichtung um. Sie verhalten sich dabei im einzelnen nicht immer gleich. In guten Präparaten, die schon durch die Ruhe und Regelmäßigkeit der Bewegung ihrer Exemplare gleichmäßige und günstige Bedingungen verraten, wird die neue Richtung beibehalten und währt so lange, bis irgend ein äußerer Reiz zu erneuter Umkehr führt. In anderen Fällen begnügen sich die Spirillen damit, nur auf einige Sekunden (etwa 3—5) rückwärts zu schwimmen, wobei ihre Geschwindigkeit die gleiche, oder auch etwas erhöht oder vermindert sein kann. Schließlich kann man auch gelegentlich Exemplare beobachten, die nur auf einen Augenblick anhalten oder nur für einen Bruchteil einer Sekunde rückwärts fahren. Alle diese Typen sind durch mannigfache Übergänge verbunden.

Bis auf den letzten Fall unterscheidet sich die Art der Reizbeantwortung nicht unwesentlich von der der Chromatien, für die ja als typische Reaktion seit Engelmann ein nur kurzes Zurückfahren, teilweise unter Erhöhung der Geschwindigkeit, dann also ein „Zurückprallen" oder „Zurückschrecken" bekannt ist.

Der Unterschied beruht vor allem in der Fähigkeit des Thiospirillums, mit annähernd gleicher Leichtigkeit vor- wie rückwärts zu schwimmen, die schon Bütschli als der Mitteilung wert erschien, während die Chromatien in ihrer Bewegung auf eine einzige Richtung festgelegt sind, die sie nur auf kurze Zeit ändern können.

Diese Eigenschaft der Chromatien hat schon Engelmann beobachtet. Nur war er der Meinung, daß beim Schwimmen die Geißel vorausginge, während Cohn und Bütschli sie bei der normalen Bewegung am hinteren Pole beobachtet haben. Die Beschreibung Bütschlis ist dabei so eingehend und anschaulich, daß sie den Leser von der Richtigkeit dieser Auffassung ohne weiteres überzeugt. Überdies ist es bei der verhältnismäßigen Derbheit der Chromatiumgeißel ein Leichtes, Bütschlis Befund zu bestätigen. Die Fähigkeit, auf die Dauer nur nach einer Seite schwimmen zu können, ist ja für unipolar begeißelte Organismen der verschiedensten systematischen Stellung die Regel, und Rothert[1]) stellt sie auch für die Bakterien als vermutlich allgemein gültig hin. *Thiospirillum* lehrt uns hingegen, daß diese Annahme unzutreffend ist.

1) Rothert, Flora, Bd. 88, 1901, S. 391.

Obwohl dieser Organismus ein Geißelsystem ebenfalls nur an einem Ende besitzt, kann er, wie oben gesagt, mit Leichtigkeit nach beiden Richtungen schwimmen, also sowohl mit vorn, als mit hinten befindlicher Geißel. Man vermag aus der Betrachtung einzelner Präparate nach den obigen Ausführungen nicht ohne weiteres zu entnehmen, welches Ende denn nun als morphologisches Vorderende zu bezeichnen ist, und auch die Zahl der mit vorn und der mit hinten befindlicher Geißel schwimmenden Exemplare ist oft annähernd gleich, während ein andermal diese, ein drittes Mal jene Richtung vorzuherrschen scheint. Aus der Tatsache, daß sie bisweilen, besonders unter erschwerenden Umständen, wenn z. B. die Flüssigkeit, in der sie schwimmen, durch den Schleim anderer Bakterien viskös geworden ist, mit hinten befindlicher Geißel besser vorwärts kommen als in umgekehrter Richtung, könnte man den Schluß ziehen, daß dies wohl die „normale“ Richtung ist, daß also der Geißelpol das morphologische Hinterende bilde. Hierfür sprächen auch manche Analogien, z. B. zu anderen Spirillen, Vibrionen und auch den Chromatien, vor allem aber auch zu den kleineren Thiospirillen, z. B. *Th. Rosenbergi* (Ehrenbg.) Migula, bei dem diese Schwimmrichtung die vorherrschende zu sein scheint, obwohl freilich auch diese Art sich in der umgekehrten Richtung leicht und auch längere Zeit bewegen kann.

Es braucht wohl kaum besonders darauf hingewiesen zu werden, daß der Versuch, die eine Lage als „normalere“ festzulegen, unter diesen Umständen wenig besagt. Bei anderen Organismen, z. B. peritrichen Stäbchen oder bipolar begeißelten Spirillen fällt ja der Gegensatz „vorn“ und „hinten“ von vornherein weg, und es ist wohl verständlich, daß zwischen den beiden Extremen der absolut gleich leichten Beweglichkeit nach beiden Seiten und der vollständigen Festlegung der Schwimmrichtung nach einer Seite mannigfache Übergänge bestehen, wofür in einem späteren Abschnitt in dem beiläufig zu erwähnenden Verhalten der Chloronien ein weiteres Beispiel beigebracht wird.

Immerhin ist es in Anbetracht der ziemlich weitgehenden morphologischen Polarität des Thiospirillenkörpers auffallend, daß seine Bewegungsfähigkeit von einer polaren Festlegung so weit entfernt ist, und es schien mir von einigem Werte, das Verhalten der Geißel beim Schwimmen in dieser oder jener Richtung, ebenso bei der Umkehrreaktion zu untersuchen und zu sehen, welche Unterschiede sich etwa den Chromatien gegenüber ergeben würden.

VI. Verhalten der Geißel bei der Bewegung der Chromatien und Thiospirillen.

In diesem Abschnitte sollen, wie schon angedeutet, neben den Thiospirillen auch die Chromatien Berücksichtigung finden, die ja in ihrem ganzen Verhalten den Vergleich mit jenen so nahe legen. Sie verhalten sich in der Hauptsache ähnlich, in manchen nicht unwesentlichen Einzelheiten aber verschieden. Da sie zudem den einfacheren Fall vorstellen, will ich bei ihnen mit der Schilderung der Ergebnisse den Anfang machen.

Zuvor aber ist es nötig, einige Bemerkungen über die Beobachtungsmethodik vorauszuschicken.

a) Technik der Beobachtung.

Die Geißelsysteme der Thiospirillen und Chromatien gehören zu den derbsten Bildungen dieser Art, die bei den Bakterien vorkommen. Konnte doch schon Ehrenberg den „sehr feinen Rüssel als Bewegungsorgan" mehrmals deutlich erkennen. Es gelingt schon mit mittleren Trockensystemen, etwa Zeiß D und Leitz 7, sie im Hellfelde bei ruhenden Exemplaren zu Gesicht zu bekommen. Das gleiche gilt für die Chromatien. Zum Studium der bewegten Geißel reicht allerdings die übliche Beobachtungsweise nicht aus. Durch die neuerdings wieder in Aufnahme gekommene Methode der Dunkelfeldbeleuchtung, um deren Vervollkommnung sich besonders H. Siedentopf so große Verdienste erworben, ist man aber in den Stand gesetzt, das Verhalten der Geißeln unter den geschilderten Umständen zu verfolgen. Von dieser Methode ist zu ähnlichen Zwecken ja schon von verschiedenen Autoren Gebrauch gemacht worden, vor allem von Karl Reichert, der bereits 1909 eine inhaltsreiche Studie über die Sichtbarmachung von Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien veröffentlichte[1]).

Ferner ist hier ein Aufsatz von Vl. Úlehla[2]) zu nennen, der bei verschiedenen Protisten das Verhalten der Geißeln im Dunkelfelde verfolgte und dabei auch die Bakterien streifte. Dieser Autor hat offenbar auch schon versucht, das Verhalten der Geißeln bei Schwefelbakterien zu verfolgen (a. a. O., S. 650), allerdings ohne

1) Reichert, Centralblatt für Bakteriol., Abt. I, Bd. 51, 1909.

2) Úlehla, Biolog. Centralbl., Bd. 31, 1911.

jeden Erfolg; denn er gedenkt ihrer nur unter den „völlig ungünstigen Objekten", „von denen in der Schilderung abgesehen werden soll". Demnach scheint es, als hätte er sich für seine Untersuchung gerade statt der Formen mit notorisch derben Geißelsystemen, wie sie *Thiospirillum jenense* sowie *Chromatiun Okenii* und *Weissii* besitzen, die winzigen *Chromatium*-Arten oder *Thiocystis*-Schwärmer und ähnliches ausgesucht, deren Geißeln recht zart sind und in der Tat der Beobachtung Schwierigkeit machen. Auf Grund meiner Erfahrungen gehören aber die großen Schwefelbakterien zu den denkbar günstigsten Objekten für das Studium der Geißelbewegung; ja man kann sie geradezu als Übungsmaterial für Arbeiten mit der Dunkelfeldbeleuchtung empfehlen.

Mir stand zur Herstellung der Dunkelfeldbeleuchtung ein Zeiß'scher Paraboloidkondensor zur Verfügung, über dessen Wirkungsweise und Anwendung der Leser in der unten aufgeführten Literatur[1]) weitere Aufklärung findet.

Als Lichtquellen dienten 1. gewöhnliches Auer-Hängelicht, das durch eine Schusterkugel konzentriert wurde, 2. Elektrisches Bogenlicht einer mit ca. 20 Amp. brennenden Lampe, deren Strahlen durch eine Kollimatorlinse von etwa 7 cm Brennweite und 4 cm Durchmesser parallel gemacht und durch eine Wasserschicht von etwa 30 cm Länge eines großen Teiles der Wärmestrahlen beraubt werden konnten, 3. Sonnenlicht, das sich für manche Zwecke als besonders bequem bewährte. War die mit der Sonne erreichbare hohe Lichtintensität nicht nötig, so erwies es sich als sehr zweckmäßig, in den Diaphragmenträger eine Mattglasscheibe einzulegen, die sich nötigenfalls durch mäßiges Einfetten durchlässiger machen ließ.

Für die Beobachtung der Geißel im Moment der Reaktion waren nun zwei Umstände besonders günstig, auf die in einer späteren Arbeit noch ausführlich zurückgekommen wird und die hier nur vom Gesichtspunkte der Versuchsmethodik besprochen werden sollen.

1) Siedentopf, H., Paraboloidkondensor. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1904, Bd. 24, S. 104. — Derselbe, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1907, Bd. 24, S. 13. — Derselbe, Sichtbarmachung von Kanten im mikroskopischen Bilde. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1908, Bd. 25, S. 424. — Derselbe, Ultramikroskopische Abbildung. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1909, Bd. 26, S. 391. — Derselbe, Ultramikroskopische Abbildung linearer Objekte. 1912, Bd. 29, S. 1. — Derselbe, Übungen zur Dunkelfeldbeleuchtung. Lpz., (Hirzel.) 1912. — Zeiß-Werk Jena, Druckschrift Mikro 230.

Das ist zunächst die schon von Engelmann mit Hilfe des Mikrospektralapparates festgestellte Tatsache, daß die für das Zustandekommen der Reaktion vor allem verantwortlichen Strahlen nur zum geringen Teile im Bereiche des sichtbaren Spektrums liegen, und daß den infraroten Strahlen von etwa 900 — 800 $\mu\mu$ Wellenlänge eine besondere Wirksamkeit zukommt. Dies Verhalten suchte ich für die Beobachtung der Schreckbewegung nutzbar zu machen. Wenn es gelänge, geeignete Lichtfilter ausfindig zu machen, die zwar jene infraroten Strahlen absorbierten oder wenigstens hinreichend schwächten, das dem Auge wahrnehmbare Licht hingegen ganz oder fast ungehindert hindurchließen, so müßte sich mit solchen Filtern die Schreckbewegung auslösen lassen, ohne zugleich die Helligkeit des Gesichtsfeldes wesentlich herabzusetzen[1]).

Nach einem Lichtfilter von dieser Beschaffenheit brauchte ich nicht lange zu suchen. Es ist ja bekannt, daß eine konzentrierte Lösung von Eisensulfat die ultraroten Strahlen stark absorbiert, vom sichtbaren Spektrum aber nur unwesentliche Teile schwächt, die gerade für das Auge keine große Intensität besitzen, wie z. B. das äußerste Rot und Violett. Von diesen Eigenschaften ist auch in der botanischen Physiologie schon Gebrauch gemacht worden, indem man Küvetten mit Eisensulfat-Lösung als Wärmeschutz bei Projektion besonders empfindlicher Objekte anwendet[2]). Die zu solchem Zwecke im Leipziger Botanischen Institute gebrauchte Küvette mit etwa zwei Finger dicker Schicht ließ sich unmittelbar verwenden. Es zeigte sich, daß die Schreckbewegung beim Vorschieben der Küvette, also nur durch Schwächung des infra-

1) Eine Reaktion ohne Änderung der Helligkeit des Gesichtsfeldes läßt sich freilich — wenigstens unter bestimmten Umständen — auch ohne dieses Hilfsmittel erreichen, und zwar dadurch, daß man das Objekt nicht nur von solchen Strahlen beleuchten läßt, die in die Öffnung des Objektivs eintreten, und jenes „äußere“ Licht dann abblendet. Das kann z. B. im Hellfelde dadurch geschehen, daß man mit einer höheren Apertur des Beleuchtungsapparates arbeitet, als das Objektiv besitzt und die Blende dann bis zur Gleichheit der Aperturen schließt. In noch einfacherer Weise kann der gewünschte Erfolg aber dadurch erreicht werden, daß Lampen- oder Tageslicht, wie das ja gewöhnlich geschieht, den Objektträger schief von oben her trifft und daß man dieses Licht durch rasches Vorhalten der Hand usw. plötzlich abschneidet. Diese Methode ist die einfachste und bequemste, um bei mittleren Vergrößerungen die Reaktionen der Chromatien und Thiospirillen zu demonstrieren. Für den vorliegenden Zweck, das Verhalten der Geißeln zu studieren, ist sie natürlich nicht ausreichend.

2) Pfeffer, Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 35, 1900.

roten Strahlengebietes fast stets ebenso prompt eintrat wie bei gewöhnlicher Verdunkelung.

Dies Verfahren ließ sich nun auch bei Dunkelfeldbeleuchtung anwenden, während die anmerkungsweise angedeuteten, sonstigen Methoden hierfür weniger vorteilhaft oder gar nicht geeignet sind. Die Frage war nur, ob bei den hier herrschenden hohen Beleuchtungsintensitäten die Schreckbewegungen schon durch die Schwächung eines Teiles der wirksamen Strahlen ausgelöst würden. Es stellte sich heraus, daß dies bei Anwendung von Auerlicht und Schusterkugel in vielen Präparaten in der Tat der Fall war und so wurde die unmittelbare Beobachtung der Geißel im Moment der Reaktion ermöglicht.

Bei etwas stärkeren Lichtquellen, Nernstlampe mit Beleuchtungslinse oder auch den neuen sogenannten Halbwatt-Osramlampen von etwa 200 Normalkerzen, blieb die Reaktion jedoch meist aus. Bei noch höherer Intensität, Sonnen- oder Bogenlicht hingegen, trat ein neuer Umstand in Wirksamkeit.

Dieser zweite Punkt, der mir zustatten kam, ist die Erscheinung, daß die Purpurbakterien, wie ich an Hand ausgedehnter Versuche nachweisen konnte, ganz allgemein von bestimmten Lichtintensitäten an nicht mehr auf eine Verringerung der Bestrahlungsstärke, sondern nur auf weitere Erhöhung reagieren. An die Möglichkeit einer solchen Reaktion dachte bereits Rothert[1]); auch Benecke[2]) spricht sich in seinem Bakterienbuche gelegentlich in diesem Sinne aus, ohne daß es aus seinen Ausführungen ersichtlich wäre, ob er diesen Stimmungswechsel nur vermutet, oder durch Versuche festgestellt hat. Im Einklang mit diesem Verhalten erfolgten bei den hohen Lichtintensitäten die Reaktionsbewegungen nicht beim Einschalten, sondern beim Ausschalten der Küvette aus dem Strahlengange. Hier ließ sich die Tätigkeit der Geißel dank der höheren Lichtintensität natürlich noch besser beobachten und sogar durch Momentphotographien festhalten.

Ich gehe nun zur Schilderung der Geißeltätigkeit über.

---

1) Rothert, Flora 1901, Bd. 88, S. 405.

2) Benecke, Bau und Leben der Bakterien, Leipzig (Teubner), 1912, S. 309.

b) Chromatium.

In der Ruhe erscheint die Geißel der Chromatien als eine rechtsläufige Schraube mit 1—2 Windungen (siehe Fig. 4). Bei der Bewegung ist aber statt ihrer nur ein eleganter Lichtschweif zu sehen, der hinter den Bakterien herzieht.

Die Bewegung der Geißel erfolgt, wie dies ja auch sonst die Regel ist (vgl. Reichert u. Úlehla a. a. O.), so schnell, daß man ihr gewöhnlich nicht mit den Augen zu folgen vermag und an ihrer Stelle nur ihren Schwingungsraum zu Gesicht bekommt. Dieser ist eine Rotationsfigur von genau kreisförmigem Querschnitte, da

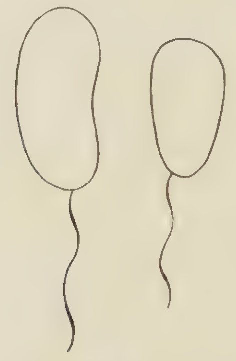


Fig. 4.
Chromatium Okeni mit rechtsgewundener ruhender Geißel. Diese ist bei dem rechten, unregelmäßig gestalteten Exemplare nicht genau polar inseriert.



Fig. 5.
Der Schwingungsraum der Geißel von *C. Okenii*. Näheres im Text.

ihre Projektion in der Ebene des Gesichtsfeldes, während der Rotation des ganzen Organismus um seine Längsachse, stets die gleiche bleibt. Die Gestalt des Schwingungsraumes kann von Fall zu Fall etwas wechseln, hält sich aber meist in den durch die Fig. 5 angedeuteten Grenzen[1]).

1) Auf gelegentliche Abweichungen soll weder hier noch bei den Spirillen näher eingegangen und nur das typische Verhalten beim Geradeaus- und Rückwärts-Schwimmen geschildert werden. Auch auf eine nähere Erörterung der optischen Struktur des Schwingungsraumes, in dem man oft gewisse Lichtstreifen unterscheiden kann, und auf eine Diskussion ihrer Ursachen muß ich hier verzichten. Die von Úlehla a. a. O. gegebene Erklärung scheint mir nicht zuzutreffen.

Es liegt hier für die Bewegung ein verhältnismäßig einfacher Fall vor, der geradezu als klassisches Beispiel für die Bütschlische Vorstellung von der Tätigkeit schraubiger Geißeln gelten kann[1]). Bei gelegentlichen sehr langsamen Bewegungen, z. B. beim „Anfahren" eines ruhenden Individuums, sieht man deutlich, daß die rechts gewundene Geißel von rechts nach links rotiert, und dadurch wie ein am Hinderende eines Schiffes befindlicher Propeller den Körper vorwärts treibt. Zur Bequemlichkeit des

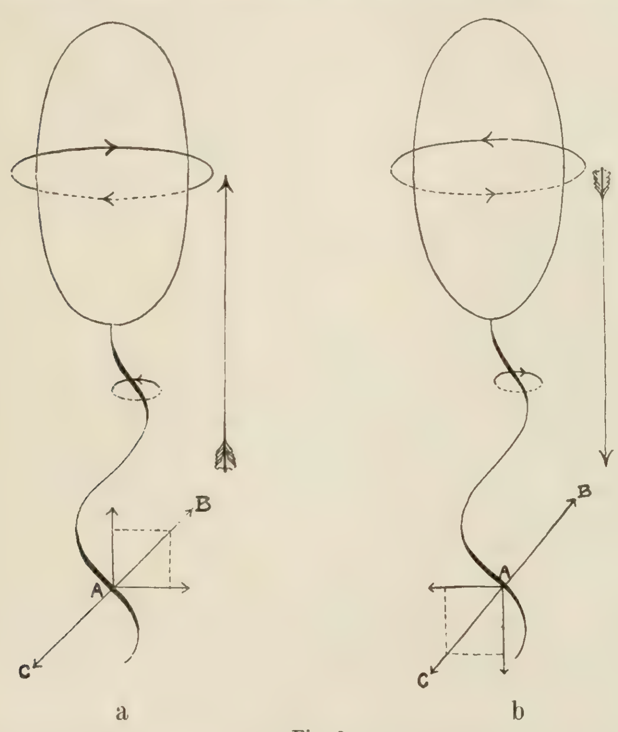


Fig. 6.
Darstellung der Bewegungsmechanik der Chromatien im Anschluß an Bütschlis Schema. *a* = vorwärts, *b* = rückwärts schwimmend. Nähere Erklärung im Texte.

Lesers sei hier das Bütschlische Schema mit den für unseren Fall notwendigen Abänderungen wiederholt (Fig. 6). Es wird ein beliebiger Punkt A der Geißel bei seiner Bewegung mit einer Kraft, die durch die Linie AC dargestellt werde, gegen das umgebende Wasser drücken und somit einen Widerstand erfahren,

1) Bütschli, Die Protozoen in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I, Abt. 2 (1889), S. 857.

der in entgegengesetzter Richtung wirksam wird und durch die Kraftlinie *AB* ausgedrückt werden kann; diese Kraftlinie läßt sich zerlegen in zwei Komponenten, von denen die erste eine Vorwärtsbewegung hervorruft, die zweite dagegen die Rotation des Körpers um seine Achse bewirken wird, und zwar, wie aus der Figur ersichtlich ist, in umgekehrter Richtung der Rotation der Geißel, also von links nach rechts.

Daß diese einfache Betrachtung der Mechanik der Geißelbewegung gerecht wird, beweist die Rotationsrichtung des Körpers, die in der Tat von links nach rechts vor sich geht. Sie erlaubt auch das Verhalten während der Rückwärtsbewegung vorauszusagen, und die direkte Beobachtung, die infolge der oben geschilderten Anordnung (Dunkelfeld, $FeSO_4$-Küvette) leicht anzustellen war, stimmt damit in allen Punkten überein. Es erfolgt eine Änderung des Rotationssinnes der Geißelschraube, die unter ganz ähnlichen Erscheinungen abläuft, wie sie ein umgeschalteter Propeller zeigt: zunächst ein Ausklingen der ursprünglichen Bewegung, die hier in einem kleinen Bruchteil einer Sekunde geschieht, aber meist stetig verläuft, so daß man die Geißel während des verzögerten letzten Umganges erkennen kann, Stillstand für einen Augenblick und ebenso gleichmäßiges oder rascheres Anklingen der Bewegung in entgegengesetzter Richtung bis zur vollen Drehgeschwindigkeit. Damit geht ein Wechsel der Rotationsrichtung des Körpers unter ganz entsprechenden Phänomenen Hand in Hand (vgl. dazu Fig. 6b).

Die Bütschlische Vorstellung von der Tätigkeit der Geißel, die ich hier in allen wesentlichen, der unmittelbaren Beobachtung zugänglichen Punkten völlig bestätigt finde, ist in der Literatur mehrfach der Gegenstand kritischer Besprechung gewesen, auf die ich hier nur mit ganz kurzen Worten eingehen kann. Die Unsicherheit beginnt erst, wenn man nach der Art und Weise fragt, wie die Geißel ihre verwickelte Bewegung vermöge bestimmter Kontraktionen durchführt. Sie unterscheidet sich ja, wie bereits von Bütschli ausdrücklich betont wurde, von einem im Lager beweglichen Propeller dadurch, daß hier die Verbindung von Körper und Geißelschraube fest ist. Unter diesen Umständen ist ein Rotieren der Geißelschraube nur dadurch möglich, daß fortwährend die konvexen und konkaven Flanken der Schraube gleichsinnig um sie herumwandern. Demgemäß stellte sich Bütschli vor, daß eine am Geißelstrange schraubig verlaufende Linie größter Kontraktion

allmählich um den Geißelkörper rotiert. Man kann sich z. B. die Geißel aus einer Zahl von Fibrillen zusammengedreht denken, ähnlich einem Kabel. Lassen wir in Gedanken eines der elastischen Elemente, die es zusammensetzen, sich kontrahieren, so wird das zuvor gestreckte Kabel die Gestalt einer Schraube annehmen, und es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Weite und Steilheit ihrer Windungen vor allem abhängig sind erstens von der Größe der Kontraktion, zweitens von dem Ausmaße der Torsion der Elemente im Kabel. Nehmen wir nun an, daß sich alle Elemente nacheinander in rhythmischer Folge kontrahieren und wieder ausdehnen, so wird die Kabelschraube rotieren und muß dabei die gleichen Erscheinungen zeigen, wie wir sie bei den Geißelschrauben der Chromatien erblicken. Es ließe sich also auf diesem Wege ein Modell der Gesamtbewegung der Geißel konstruieren, womit allerdings nicht bewiesen ist, daß nun der Geißel genau der gleiche Mechanismus innewohnt. Jedenfalls aber erscheint mir diese Vorstellung die einfachste und durchsichtigste, die sich für eine Bewegung vom Typus der *Chromatium*-Geißel denken läßt. Die Tatsache, daß auch die ruhende Geißel die Gestalt der Schraube bewahrt und sich nicht zu einem geraden Strange streckt, spricht nicht gegen diese Auffassung, sondern beweist nur das Vorhandensein irgendwelcher Einrichtungen, die auch im Zustande der Ruhe bestimmte Spannungen aufrecht erhalten. Ein solcher Erfolg läßt sich auch an einem mechanischen Modelle erreichen.

Indem ich hier noch einen Schritt weitergehe als Bütschli und eine Kabelstruktur der Geißel supponiere, erhält die Abstraktion vom „Herumwandern der Kontraktionslinie", eine konkrete Unterlage. Das „Wandern" käme eben nur dadurch zustande, daß sich eine der Fibrillen nach der anderen der Länge nach kontrahiert. Diese Vorstellung läßt es zunächst noch unentschieden, ob die Kontraktion im gleichen Zeitteilchen die ganze Länge der Fibrille ergreift, oder ob eine „Kontraktionswelle" sie allmählich durchläuft. Für die Chromatien würde wohl der erste Fall zutreffen, da, wenn überhaupt an der Geißel Bewegung zu sehen war, sie stets in ihrer ganzen Länge erfolgte. Im Gegensatz dazu beschreibt Reichert Beobachtungen an Spirillengeißeln, an denen er beim Ausklingen der Bewegung die Kontraktionswelle sich von der Anheftungstelle der Geißel spitzenwärts fortpflanzen sah. Wie man erkennt, lassen sich beide Modalitäten

ohne Schwierigkeit unter die entwickelte Vorstellung einbeziehen[1]).

Daß der Schwingungsraum nicht rein zylindrisch, sondern in der Mitte meist mehr oder weniger aufgetrieben ist, hängt in erster Linie damit zusammen, daß zum mindesten das dem Körper genäherte Ende der Geißelschraube sich nicht auf einer Zylinder-, sondern Kegelfläche befindet, deren Scheitel der Insertionspunkt ist.

Wenn ich für den vorliegenden Fall mich ganz wie Reichert durchaus auf den Boden der Bütschlischen Theorie stelle, so soll damit nicht ohne weiteres behauptet werden, daß nun allen anderen Geißelbewegungen ähnliche Verhältnisse zugrunde liegen sollten, was übrigens auch meines Wissens Bütschli nicht vorausgesetzt hat.

In der Annahme von einzelnen Fibrillen als Elementen der Geißel werden wir durch die bekannte Tatsache unterstutzt, daß die in der Bewegung einheitliche polare „Geißel“ mancher Bakterien, z. B. der Spirillen, sich aus zahlreichen Einzelgeißeln zusammensetzt, die sich nur unter besonderen Bedingungen entfalten. Das geschieht in dem einen Falle leichter und häufiger, im anderen viel seltener. Es wird einige Seiten später von dieser Erscheinung bei den Thiospirillen die Rede sein, bei denen eine teilweise Zerlegung des Gesamtsystems in 2—4 Teilsysteme im Dunkelfelde leicht zu beobachten ist. Daß auch die Chromatiengeißeln in Wirklichkeit einen Schopf darstellen, vermutet auch Kolkwitz (a. a. O.). Jedenfalls ist aber der Zusammenhalt der Teile dann ein viel innigerer als bei jenen; denn niemals ist mir unter Zehntausenden von Exemplaren eines mit entfaltetem Schopfe im Dunkelfelde zu Gesicht gekommen. Hingegen sei erwähnt, daß ich gelegentlich in nach Löffler gefärbten Präparaten verschiedenen Datums Andeutungen einer Schopfbildung aus zahlreichen feinen Elementen beobachtete, während sich in vielen anderen die Geißel als dicker, einheitlicher Strang präsentierte. Doch habe ich keine erneuten Färbungen, die auf weitere Klärung der Verhältnisse abzielten, unternommen[2]).

---

1) Auf eine ausgedehntere Diskussion des Gegenstandes, unter Berücksichtigung der weiteren Momente, die Reichert für die Theorie der Bewegung von Schraubengeißeln beibringt, mich einzulassen, muß ich hier aus Raummangel verzichten und verweise den Leser auf Seite 46 u. ff. der Abhandlung dieses Autors. Ich will aber jedenfalls nicht unterlassen zu bemerken, daß außer der oben entwickelten Vorstellung des tordierten Kabels auch andere mechanische Modelle denkbar sind, die den unmittelbar zu beobachtenden Erscheinungen gerecht werden.

2) Vgl. dazu auch Bütschli, 1902, a. a. O. S. 54/55.

Wir kehren nach diesen Erörterungen wieder zur tätigen Geißel zurück. Ihre Rotationsgeschwindigkeit ist unter normalen Umständen überraschend hoch. Momentaufnahmen der bewegten Geißel, die nur $^1/_{25}$ Sek. belichtet waren, zeigten den Schwingungsraum genau so vollständig ausgebildet, wie die Betrachtung mit dem Auge. D. h. also, daß während dieser Zeit mindestens ein voller Umgang von der Geißel beschrieben wurde. Bei der Rückwärtsbewegung des Bakteriums kann der Schwingungsraum in seinen Ausmaßen ein wenig von dem zuvor bei normaler Bewegung beschriebenen abweichen, doch sind die Abweichungen nicht wesentlicher Natur und bleiben innerhalb der Grenzen der Variationen, die man auch bei einer größeren Zahl von normal schwimmenden Individuen beobachten kann. Die Abweichung verläuft dann stets in dem Sinne, daß der größte Durchmesser der Rotationsfigur sich noch ein wenig vergrößert und etwas näher an den Körper rückt. Es ist im Augenblicke kaum zu entscheiden, ob dies durch innere (im veränderten Kontraktionsmodus der Geißel liegende) Faktoren bedingt ist, oder bereits dadurch zustande kommt, daß die elastische Geißel das eine Mal nachfolgend im Strömungsschatten des vorausgeschobenen Körpers liegt, den sie das andere Mal beim Rückwärtsschwimmen mit vorausgehender Geißel entbehrt. —

Die Rückkehr zur normalen Bewegung vollzieht sich in ganz analoger Weise in umgekehrtem Sinne.

Wir gehen nun zur Schilderung der Geißeltätigkeit des *Thiospirillum* über.

c) Thiospirillum.

Die zahlreichen Einzelgeißeln dieses Bakteriums sind, wie schon in früheren Abschnitten ausgeführt wurde, während der normalen Bewegung zu einem Schopfe vereint, der auch an ruhenden Exemplaren als einheitliches Ganzes sichtbar werden kann. Er stellt sich dann, im Gegensatze zu den Chromatien, als eine nur kurze Schraubenwindung, etwa $^1/_3$—$^1/_2$ eines vollen Umganges dar, wie dies aus Fig. 1 ersichtlich ist. Bei genauer Verfolgung der Windung durch die Mikrometerschraube kann man feststellen, daß sie — wie bei den Chromatien — rechtsläufig im Sinne der Botaniker ist, während ja der schraubig gewundene Körper selbst den entgegengesetzten Windungssinn aufweist. Dabei stellt die Geißel nicht etwa die unmittelbare Fortsetzung der Körperschraube (über einen Umkehrpunkt) dar; denn der Durchmesser ihres

Schraubenumganges ist meist größer als beim Körper. Ihre Windungen liegen nicht auf einer zylindrischen Fläche, sondern auf dem Mantel eines kegelähnlichen Körpers, dessen Spitze der Insertionspunkt der Geißel ist. Während, abgesehen von der Änderung der Rotationsrichtung, die Geißel der Chromatien keine große Verschiedenheit zeigte, mochte sie vorangehen oder dem Körper nachfolgen, sind hier die Bilder des Schwingungsraumes wesentlich voneinander verschieden. Wir betrachten zunächst die Bewegung mit hinten befindlicher Geißel. Der Schwingungsraum kann dabei dem vom *Chromatium* her bekannten ähneln, ist jedoch meist glockenförmig und kann sich sogar bis zur Form einer flachen Schale öffnen. (Vgl. Fig. 7 *a*—*c*). Man gewinnt den Eindruck, als ob dies hauptsächlich durch Veränderung der Krümmung vor allem in einer basalen Zone der Geißel erreicht würde, die sich durch be-

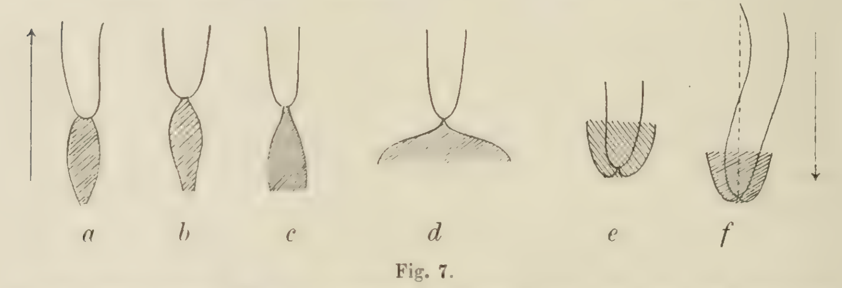


Fig. 7.

Thiospirillum jenense. Schwingungsraum der tätigen Geißel; *a*—*d* = von Exemplaren mit der Geißel am hinteren, *e* u. *f* = von solchen mit der Geißel am vorderen Ende. Die punktierte Linie in *f* ist die ideale Achse der Körperschraube. Näheres im Texte.

sondere Biegsamkeit auszeichnete. Doch wollen wir auf solche Einzelheiten hier keinen Wert legen. In allen Fällen rotiert, wie bei *Chromatium* die rechtsläufige Schraube von rechts nach links und setzt die damit gewonnene Längskomponente in ein Vorwärtsschieben des Körpers um. Dazu tritt die Querkomponente, die die Rotation des Körpers von links nach rechts zur Folge hat. Da dieser nun Schraubengestalt besitzt, so resultiert seine Bewegung in einer Schraubenbahn um die ideale Achse ohne weiteres. Man erkennt nunmehr, daß der Drehungssinn der Körperschraube nicht beliebig sein kann, sondern daß er in einer ganz bestimmten, einfachen mechanischen Beziehung zur Rotationsrichtung der Geißelschraube steht und die zunächst überraschende Gegensätzlichkeit: dort Linksschraube, hier Rechtsschraube ihren guten Grund hat. Diese Einsicht läßt zugleich den ökologischen Wert der

Schraubengestalt tiefer erfassen. Denken wir uns einmal die Windungen der Körperschraube abgerollt und zu einem geraden Stäbchen ausgestreckt. Dieses würde eine riesige Längsausdehnung haben und die Länge der Schraube noch bedeutend übertreffen. Nun liegt es auf der Hand, daß die Stetigkeit der Bewegungsbahn bei hinten befindlicher Geißel in solchem Falle nur mit größerem Kraftaufwande zu erreichen wäre, daß vor allem minimale Abweichungen der Geißelinsertion vom genauen Pol sich recht störend bemerkbar machen könnten, ganz abgesehen davon, daß die unverhältnismäßige Körperlänge schon an sich nicht gerade sehr vorteilhaft erscheint. Es mag sein, daß gerade solche ökologischen Momente zu dem phylogenetischen Übergange der Stäbchenform in die Spirillenform geführt haben. Sehen wir aber die Spirillenform unter diesem Gesichtspunkte einer ökologischen Vervollkommnung an, so ergeben sich ohne weiteres Konsequenzen für die systematische Wertung der Spirillengestalt, und es ist nur natürlich, anzunehmen, daß sie sich mehrmals unabhängig voneinander in den verschiedensten Bakteriengruppen entwickelt habe.

Wir kehren von dieser kleinen Abschweifung zur Besprechung der Geißeltätigkeit der Thiospirillen zurück und haben jetzt die Bewegung bei vorn befindlicher Geißel zu erörtern. Hier ergibt sich nun ein prinzipieller, sehr interessanter Unterschied zu den Chromatien: die Geißel kehrt ihre Rotationsrichtung zwar auch wie dort um, aber sie verhält sich dabei ganz anders: Sie wird nicht dem Körper vorangetragen, sondern ist über ihn nach rückwärts gebogen und beschreibt um die Körperspitze einen glockenartigen Schwingungsraum (Fig. 7*e* u. *f*). Der Übergang von der einen zur anderen Tätigkeit läßt sich am besten studieren, wenn man ein Exemplar beobachten kann, das sich mit seinem geißellosen Ende in ein Detritushäufchen festgefahren hat und für eine Weile weder vorwärts noch rückwärts kann, jeden Lichtreiz aber, der ihm durch geeignete Handhabung der Eisensulfatküvette beigebracht wird, durch prompte Änderung der Geißelbewegung beantwortet. Nimmt man ein solches Exemplar, das seine Geißel zunächst als Hintergeißel betätigen mag, aufs Korn und verfolgt genau sein Verhalten bei der Reizung, so sieht man in der Regel nichts von einer Verlangsamung der Bewegung wie beim *Chromatium*, sondern mit einem Rucke springt der eine Lichtraum in den anderen über, eine Erscheinung, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit dem „Überschnappen“ eines Regenschirms hat. Dies geht so unmittelbar

und rasch vor sich, daß die Geißel meist nicht einmal für einen Augenblick sichtbar wird, wie dies oben für *Chromatium* angegeben wurde. An der Bewegung kleiner, von dem Geißelwirbel mitgerissener Partikelchen kann man aber erkennen, daß die Rotationsrichtung der Geißel gegen vorher umgekehrt ist, daß sie also von links nach rechts erfolgt. Durch die Rückwärtsbiegung der Geißel wird ihr Windungssinn nicht geändert, wie man sich an einem Modell klar machen möge. Die mechanischen Folgen sind die gleichen wie bei der Rotationsumkehr der *Chromatium*-Geißel, es wird also die zu beobachtende Umkehr des Körpers sowohl in der Richtung der Fortbewegung als der Rotation um die Achse ohne weitere Diskussion verständlich.

Die Schwingungsfigur kann symmetrisch zum Körperende des Spirillums liegen, aber auch dagegen geneigt sein, und dies stets so, daß die Achse des Schwingungsraumes mit der idealen Achse der Körperschraube zusammenfällt (Fig. 7 *f*).

Wie nun schon mehrfach angeführt wurde, bleibt dieser Zustand der Geißelbewegung normalerweise erhalten, bis ein neuer Reiz, z. B. ein Lichtreiz der gleichen Stärke den „Regenschirm“ der Rotationsfigur zu erneutem „Überschnappen“ führt, das sich in umgekehrter Richtung, in seinen Einzelheiten aber prinzipiell dem soeben geschilderten Vorgange analog, abspielt. Es ist ein äußerst vergnüglicher Anblick, ein solches festgefahrenes Spirillum in seiner Geißeltätigkeit zu beobachten, und man wird nicht müde, das Tierchen immer wieder von neuem zu „reizen“ und den Lichtschirm der Geißel bald vorwärts bald rückwärts klappen zu lassen, bis es schließlich, durch das ständige Hin- und Herrütteln in seinem Hemmnis gelockert, sich mit kräftigem Rucke befreit und anmutig von dannen schraubt.

Aus dieser Schilderung geht schon ohne weiteres die Tatsache hervor, daß die Rückwärtsbewegung der Geißel mit dem Einschlagen eines ganz bestimmten Rotationssinns untrennbar verknüpft ist und nicht etwa als passive Folge ihrer Weichheit und der Vorwärtsbewegung des Körpers aufzufassen ist. Sie ist auch immer im Momente der Reaktion schon da, in dem Augenblicke, der der Rückwärtsbewegung des Körpers vorausgeht, und stellt sich, wie wir sahen, bei ganz unbeweglichen, festsitzenden Exemplaren mit der gleichen Promptheit ein.

Nachdem die Geißeltätigkeit in ihren prinzipiellen Punkten genügend klar gelegt wurde, bleibt uns noch übrig, einige weniger wichtige Dinge in aller Kürze zur Sprache zu bringen.

Das ist zunächst die Tatsache, daß beim freien Schwimmen der Insertionspunkt der Geißel, als am Ende einer Schraube sitzend, selbst in einer Schraubenlinie vorwärts bewegt wird und die Rotationsfigur schon aus diesem Grunde eine etwas kompliziertere Gestaltung annehmen kann, als bei den Chromatien. Dazu kommt die Tatsache, daß die Geißeln nicht unmittelbar der gleichen Stelle entspringen, sondern ihre Anheftungspunkte, sc. die Anheftungspunkte der Teilschöpfe, einen deutlichen, wenn auch kleinen Abstand haben. Ferner ist zu erwähnen, daß das geißeltragende Ende des Spirillums, mag es sich nun hinten, mag es sich vorn befinden, — besonders aber im letzten Falle, ein deutliches „Vibrieren" erkennen läßt, von dem ja schon oben gelegentlich die Rede war. All diese Dinge wirken zusammen, um die räumliche Struktur des Schwingungsraumes zu verwickeln und gelegentlch im Dunkelfelde Lichterscheinungen hervorzurufen, die in den hier gegebenen Figuren nicht zur Geltung kommen und auch nicht im einzelnen beschrieben werden sollen.

Jedenfalls ist es verständlich, daß die einfachsten Schwingungsräume bei Exemplaren zur Beobachtung kommen, die sich völlig festgefahren haben, nur mit kurzen, nicht federnden Stückchen herausschauen und ihren Körper nicht rütteln und rühren können. Ebenso leuchtet es ein, daß durch die Tätigkeit der Geißel die allerheftigsten Erschütterungen und Vibrationen des Körpers ausgelöst werden, wenn er zwar im allgemeinen freiliegt, aber durch ein Hemmnis an der wirklichen Fortbewegung verhindert wird, etwa durch Festkleben mit dem Vorderende am Objektträger. Beginnt ein bis dahin ganz ruhig liegendes Individuum seine Geißeltätigkeit und damit eine heftige Vibration des Geißelendes, ohne daß das Spirillum zunächst vom Flecke kommt, so wird der Beschauer unwillkürlich an ein Kraftfahrzeug erinnert, das, angekurbelt, noch am Orte verharrt und durch und durch unter den Stößen des Motors erzittert.

Mit einem Worte sei auch noch die Beobachtung erwähnt, daß die Geißeln nicht zwangsläufig immer nur als geschlossener Schopf schlagen müssen. Fig. 8 *a—d* (S. 558) mögen als Beispiel dafür dienen, daß unter Umständen dies nur ein Teil tut, während die übrigen ruhen, oder auch ein Teilbündel unregelmäßige Zuckungen und Bewegungen ausführt. Aber dies sind Störungen, die unter normalen Umständen nicht zu beobachten sind.

Von einigem Interesse ist schließlich noch das Verhalten von solchen im Stadium der Teilung begriffenen Exemplaren, die bereits einen zweiten Geißelschopf am Gegenpole entwickelt haben. Dann sind in der Regel beide Geißelsysteme in Tätigkeit: und zwar entweder „parallel“ oder „entgegengesetzt“ geschaltet. Im ersten Falle schiebt das eine System, während das andere zieht, im zweiten Falle schieben beide gegeneinander oder ziehen auseinander. Der erste Fall ist wohl am häufigsten zu beobachten. Bei Reizungen können dann beide Geißeln gleichzeitig umklappen und so das Exemplar zu entgegengesetzter Schwimmrichtung bringen. Wird aus irgend welchen Gründen nur das eine System umgeschaltet, so kann es geschehen, daß nunmehr das als zweiter Fall angedeutete Phänomen zustande kommt, wobei es, besonders wenn beide Geißeln gegeneinander zustoßen, erklärlicherweise wieder zu heftigen Erschütterungen und unregelmäßigen Bewegungen kommen kann.

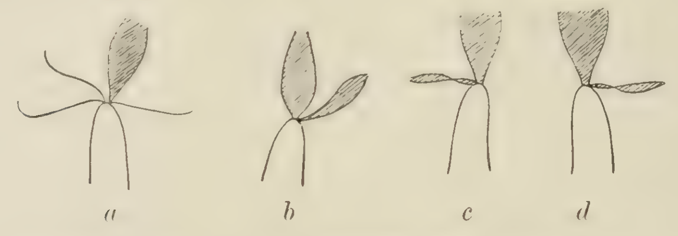


Fig. 8. *Thiospirillum jenense.*
a = nur ein Teilschopf des Geißelsystemes in Tätigkeit. *b*—*d* = neben dem normalen Schwingungsraum tritt noch ein sekundärer auf; *c* u. *d* = dasselbe Exemplar in verschiedenen Lagen.

Gewöhnlich aber pflegt, wenn das eine System eine Umschaltung erfährt, das andere nach 1—2 Sekunden zu folgen. Erst wenn die Trennung der Tochterindividuen unmittelbar bevorsteht, ist stets eine weitergehende Unabhängigkeit der Geißelsysteme festzustellen.

VII. Näheres über die Beantwortung von Lichtreizen.

Nachdem in den vorhergehenden Abschnitten die nötigen Angaben über die Bewegungsweise im allgemeinen niedergelegt sind und die Bewegung selbst auf das Verhalten der Geißel zurückgeführt wurde, können wir nunmehr zur näheren Besprechung einiger Seiten der Lichtreizbarkeit übergehen.

a) Abhängigkeit des Reaktionsausfalles von Veränderungen des Reizmittels.

Wie schon beiläufig im vorangegangenen Kapitel zur Sprache kam, spielt die Intensität des die Organismen treffenden Lichtes für den Ausfall der Reaktion eine bestimmende Rolle. Während bei schwachen Intensitäten eine Verminderung der Intensität zur Reaktion führt, eine Vermehrung um den gleichen Betrag aber gänzlich erfolglos bleibt, gilt für hohe Intensitäten gerade das Umgekehrte. So trat, um ein konkretes Beispiel anzuführen, in einem bestimmten Falle die Umkehr der Bewegung zwar gut bei allen Exemplaren ein, wenn die Beleuchtungsstärke von 20 auf 10 MK herabgesetzt wurde, blieb aber völlig aus, wenn statt dessen der umgekehrte Sprung von 10 auf 20 MK herbeigeführt wurde. Wurde aber als Ausgangswert eine Beleuchtungstärke von 1000 MK gewählt, so erfolgte die Umkehr nicht, wenn man sie auf die Hälfte herabsetzte (1000 MK : 500 MK), sondern wenn man sie z. B. um das Doppelte erhöhte (also 1000 MK auf 2000 MK).

Es liegt hier also ein sogenannter Stimmungswechsel vor, wie er von vielen analogen Fällen her bekannt ist und der deshalb auch nicht besonders überrascht.

Zur Herbeiführung ausgiebiger Reaktionen ist es nun keineswegs nötig, stets so große Sprünge anzuwenden. Wie schon Engelmann betonte, reichen oft schon kleine Abstufungen aus, um die Reaktion herbeizuführen. So genügte es z. B. bereits, wie ich feststellte, die Beleuchtungsstärke von 20 MK auf 18 MK herabzusetzen, um bei zahlreichen Exemplaren eines bestimmten Präparates ausgiebige Reaktion eintreten zu lassen, hingegen war die gleiche prozentuale Abstufung bei zehnmal höherer Intensität, also 200 MK : 180 MK, nicht imstande, irgend eine Reaktion im selben Präparate herbeizuführen, vielmehr mußte hier der Sprung vergrößert werden. Bei einem Verhältnis von 200 : 150 (also einem Abfall von 25%) erfolgte sie bei etwa der Hälfte der Exemplare. Würde man diesen Wert der Abstufung als Schwellenwert für jenes Präparat und die gewählte Intensitätslage (200 MK) bezeichnen und mit dem entsprechenden bei der niederen Intensitätslage von 20 MK vergleichen, so ergäbe sich die Tatsache, daß die Reizschwelle bei dieser und bei jener Intensität wesentlich verschieden sei: hier 10%, dort 25% Unterschied zwischen den angewandten Beleuchtungsstärken, so daß das Webersche Gesetz für Unter-

schiedsempfindlichkeit innerhalb des verglichenen Bereiches keine Gültigkeit habe. Je höher man die Ausgangsintensität wählt, um so größer fällt der Prozentwert aus, um den man sie verringern muß, damit die Reaktion eintritt. Ich will mir die Anführung ausgedehnten Zahlenmateriales und seine Diskussion für eine spätere Gelegenheit vorbehalten und möchte hier nur darauf hinweisen, daß diese Eigentümlichkeit mit dem oben beschriebenen Stimmungswechsel in enger Beziehung steht. Denn wenn schließlich bei weiterer Erhöhung der Intensität ein Punkt erreicht wird, bei dem auf sehr ausgiebige Verdunkelung überhaupt keine Reaktion mehr eintritt, so sind ja durchaus Zwischenlagen zu erwarten, bei denen ein Reizerfolg wenigstens bei größeren Sprüngen zu beobachten ist. Nur läßt sich der spezielle Verlauf der Kurve dieses Abfalles natürlich nicht ohne weiteres von vornherein übersehen.

Neben dem Werte des Abfalles ist für den Eintritt der Reaktion aber auch unter allen Umständen erforderlich, daß er innerhalb einer bestimmten Zeitspanne verwirklicht wird, die sich in ziemlich kleinen Größenordnungen bewegt. Schon Engelmann hat ja betont, daß die Verdunkelung plötzlich vor sich gehen muß. Es kommt also auf das Lichtgefälle an. Versuche zeigten nun, daß es dabei nicht notwendig ist, daß dieses — bildlich gesprochen — nun ganz senkrecht abfallen muß, also die hohe Lichtintensität in unstetigem Sprunge in die niedere übergehen muß, sondern daß bereits eine gewisse „Steilheit“ des Gefälles ausreicht. So trat eine Reaktion, um auch hier ein konkretes Beispiel herauszugreifen, auch dann ein, wenn im bestimmten Präparate zwischen einer Ausgangsbeleuchtung von 100 MK und der Endbeleuchtung von 20 MK 2—3 Sekunden lagen, während der die Helligkeit allmählich und stetig abnahm.

Während es sich hier um ein zeitliches Lichtgefälle handelt, wo alle Punkte der vom Organismus durchschrittenen Bahn gleichmäßig von der abnehmenden Helligkeit getroffen werden, könnte man auch ein räumliches Lichtgefälle unterscheiden, bei dem die Abstufung der Helligkeit sich auf die einzelnen Punkte der Bahnlinie bezieht, die nacheinander von dem Organismus durchlaufen werden. Es leuchtet hier sofort ein, daß ceteris paribus die Reaktion des Organismus auch eine Funktion seiner Schwimmgeschwindigkeit ist, da das räumliche Gefälle für ihn ja durch die Bewegung in ein zeitliches verwandelt wird, und zwar in ein um so steileres, je rascher er schwimmt.

Als weiterer Faktor für den Reizerfolg ist ferner die Dauer der Beleuchtungsänderung zu nennen. Man kann sich z. B. ganz leicht davon überzeugen, daß sehr weitgehende Verdunkelungen nicht zur Reaktion führen, wenn sie nur ganz kurze Zeit, z. B. $^{1}/_{10}$ oder $^{1}/_{20}$ Sekunde betragen. Ganz spurlos geht die Beschattung aber auch hier nicht vorüber, wie sich zeigt, wenn man sie in kurzen Abständen wiederholt. Dann treten Reaktionen auf, ein Zeichen dafür, daß jene kürzeren Verdunkelungen auch perzipiert und bis zum endgültigen Reizerfolge summiert werden.

Schon aus der kurzen Andeutung dieser Faktoren, die natürlich auch für andere Purpurbakterien gelten, geht hervor, daß den Reaktionen zugrunde liegende Gesetzmäßigkeiten sich nicht so bequem auf eine analytische Formel bringen lassen, wie dies für die phototropischen Vorgänge der höheren Pflanzen der Fall ist, wenngleich fraglos gewisse Parallelen bestehen; Verhältnisse, auf die ich anderen Orts noch zurückzukommen gedenke.

b) Ansammlung in der Lichtfalle.

Seit Engelmann hat man die einseitige Reizbeantwortung der Purpurbakterien, innerhalb der beim Mikroskopieren üblichen Lichtintensitäten nur auf Verdunkelung zu reagieren, zur Herstellung einer sogenannten Lichtfalle benützt, eines kleinen, heller beleuchteten Fleckes im Präparate, wo sich die Mehrzahl der Purpurbakterien ansammelt. Man pflegt ihn für grobe Demonstrationsversuche durch Auflegen von Schablonen herzustellen, will man aber die Ansammlung unter dem Mikroskope und das Benehmen der Organismen beim Durchkreuzen des hellen Raumes verfolgen, so muß man einen entsprechenden Lichtfleck in das Gesichtsfeld projizieren. Dies geschieht gewöhnlich in der Weise, daß man mit Hilfe des Abbeschen Kondensors das verkleinerte Bild eines Loches in einem Stanniolblatte oder schwarzen Papiere in dem Gesichtsfelde entwirft. Da der gewöhnliche Abbesche Kondensor chromatisch und sphärisch nicht soweit korrigiert ist, wie dies zur Erzeugung scharfer Bilder nötig ist, und es mir besonders für einige spätere Versuche gerade auf eine ganz scharfe Trennungslinie zwischen Hell und Dunkel ankam, so benutzte ich als projizierendes System ein Mikroskopobjektiv.

Es eignet sich prinzipiell jedes gut korrigierte, schwächere Achromat (Zeiß A, Winkel 3, Leitz 3 usw.). Die Apochromate sind für sich allein bekanntlich noch mit chromatischen Fehlern behaftet, die erst durch das Okular korrigiert werden, das ja hier

fortfällt, und sind deshalb nicht zu empfehlen. Am zweckmäßigsten erwies sich das von Zeiß früher (für Dunkelfeldbeobachtung mit zentraler Abblendung im Objektiv) konstruierte „Spezialobjektiv", das sich in seiner Fassung bequem zentrieren läßt. Das „Loch im Stanniol" ersetzte ich durch den zu einem kleinen Spektralapparate gehörigen Spaltkopfe, dessen Spaltbreite und -höhe bis zur Fläche eines halben Quadratzentimeters hinauf durch Stellschrauben beliebig regulierbar war. Der Spaltkopf wurde auf das Stativ eines alten Präpariermikroskopes mit grober Einstellung montiert und etwa 20—25 cm vom Mikroskope entfernt aufgestellt. Einige Zentimeter vor dem Spalte konnte auf der anderen Seite eine Mattscheibe angebracht werden. Der Apparat wurde gewöhnlich an den vorderen Ausschnitt eines Dunkelkastens gestellt, in dem sich das Mikroskop befand, und der Spalt durch Tageslicht oder durch eine Auerlampe mit hängendem Brenner beleuchtet. Der Zwischenraum zwischen dem Rande der ansehnlichen vorderen Öffnung des Dunkelkastens und dem Spaltkopfe konnte nach Bedarf verringert werden. Ihn und damit jedes Nebenlicht ganz auszuschalten war nicht immer angebracht, da die Organismen auch außerhalb des Spaltbildes sichtbar bleiben sollten, dort also nicht völlige Finsternis herrschen durfte. Nur mußte zweckmäßig alles von oben und seitlich auf das Präparat fallende Licht vermieden werden. Die Größe des Spaltbildes ließ sich einmal mit Hilfe der Stellschrauben am Spaltkopfe selbst, dann aber durch die Veränderung der Entfernung vom projizierenden Systeme und schließlich durch die am genannten Objektive angebrachte Vorrichtung zur Veränderung seiner Brennweite regulieren. So war ich imstande, für jede Vergrößerung ein angemessenes Lichtrechteck im Gesichtsfelde herzustellen, dessen Grenzen scharf genug waren, um auch eine Beobachtung mit starken Systemen auszuhalten. Die gewöhnliche Konstruktion der Mikroskopspiegel (mit dem spiegelnden Belage auf der Rückseite) bringt es mit sich, daß infolge der Reflexionserscheinungen an der vordern Grenzfläche außer dem Hauptbilde noch mindestens zwei Nebenbilder von bemerkbarer Helligkeit entstehen, die sich mit jenem nur teilweise decken und mit den Rändern darüber hinausgreifen. Für manche Zwecke war dies Verhalten ganz erwünscht; ermöglichte es doch, die Bakterien außerhalb des stark erleuchteten Rechtecks noch eine Strecke weit in verhältnismäßig günstiger Beleuchtung zu beobachten. Sollte aber dieser Streifen geringer Helligkeit ganz ausgeschaltet und das Bild des Lichtspalts unmittelbar von tiefem

Schatten umgeben werden, so war es nur nötig, den Spiegel durch ein total reflektierendes Prisma zu ersetzen.

Zunächst wurde mit ziemlich schwachen Vergrößerungen gearbeitet; denn die Vorrichtung sollte fürs erste dazu dienen, das Verhalten der Spirillen gegenüber der Lichtfalle zu demonstrieren.

Es war dabei wünschenswert, daß sich nicht allzu viele Individuen im Präparate befanden. Daß dies frei von störenden Detrituspartikeln sein mußte, braucht wohl kaum erst betont zu werden.

Als Form des Lichtraums bewährte sich vor allem ein schmales Rechteck, dessen Längsseiten parallel der Tischkante liefen (Fig. 9). Zur Beobachtung eigneten sich besonders jene Exemplare, deren Bahnen den Lichtstreifen nahezu senkrecht durchquerten. Kam

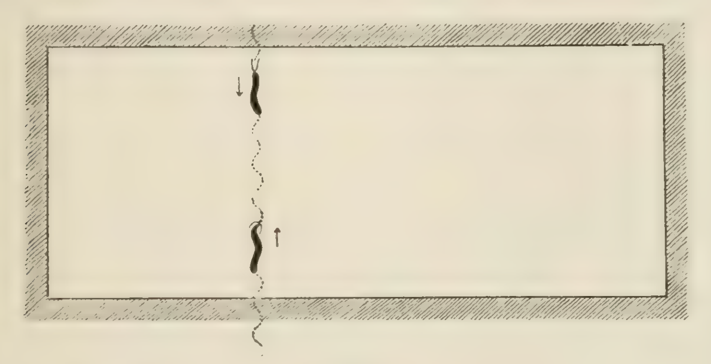


Fig. 9.
Ein *Thiospirillum* in der Lichtfalle, das sich beständig in seiner Schraubenbahn zwischen der oberen und unteren Grenzlinie bewegt. Vergleiche den Text.

ein solches Exemplar aus der Dunkelheit geschwommen, so trat es ohne jede Störung in den Lichtstreifen ein, durchschwamm ihn und tauchte in den jenseitigen Schatten. Sofort wurde die Schwimmrichtung geändert, und das Spirillum schraubte sich zurück.

In Präparaten, wo optimale Bedingungen herrschten und die Spirillen in sehr gleichmäßigen und steten Bahnen schwammen, ohne durch spontane Umkehr und gelegentliche Zuckungen zu stören — und von solchen Präparaten soll in den kommenden Abschnitten stets nur die Rede sein — fiel die Ruhe und Gleichmäßigkeit der Umkehr noch mehr auf als beim Verdunkeln des ganzen Feldes mit der Blende usw. (S. 542). Bisweilen konnte die Illusion hervorgerufen werden, als wäre die Bahn, die es bei seiner Hinfahrt ins Wasser gebohrt hatte, durch geheimnisvolle Kräfte offen gehalten

und die Rückkehr erfolge nun in den gleichen Windungen, ganz so wie man einen Korkzieher aus seinem Bohrloche herauswindet. So durchmaß es den Lichtkanal von neuem, um den diesseitigen Rand an der gleichen Stelle zu erreichen, an der es ihn zum ersten Male bei der Herfahrt überschritten hatte. Nun erfolgte wieder die Umkehr, und so ging das Spiel fort. Waren sehr viele Spirillen anwesend, so stießen sie leicht zusammen und erlitten dadurch Ablenkungen aus ihrer geradlinigen Bahn. Gelegentlich kommen solche kleinen Unregelmäßigkeiten auch beim Umkehren oder mitten im Laufe aus unkontrollierbaren Gründen vor. Immerhin ist es ein Leichtes, in geeigneten Präparaten etwa 50 Hin- und Herfahrten zu beobachten, ohne daß man an der Stellung des Präparates oder des Spaltbildes das geringste ändert. Einmal machte ich mir das Vergnügen, über 100 Durchquerungsfahrten abzuzählen. Hier waren allerdings keine störenden anderen Exemplare in der Nähe, und die Bahnrichtung verlief anfangs genau senkrecht zum Lichtkanal, der etwa die fünffache bis sechsfache Breite des Versuchsobjektes (also 250—300 μ) haben mochte.

Die Geschwindigkeit, mit der sich in einem Präparate die Exemplare ansammeln, hängt, wie man nach der vorausgehenden Schilderung ohne weiteres verstehen wird, unter sonst gleichen anderen Bedingungen von der Stetigkeit und Geradlinigkeit der Bahnen ab. Die Bakterien sind ja nicht immer so richtungsstet, wie oben geschildert, sondern können sich auch in unregelmäßigen krummen Linien umhertummeln. (Die Ursachen dieser Verschiedenheit habe ich nicht weiter zu ergründen versucht).

Je unregelmäßiger nun ihre Bahn auf dem Objektträger, desto größer wird natürlich die Wahrscheinlichkeit, schließlich über kurz oder lang auch den Lichtstreifen zu durchqueren und sich in ihm zu fangen. Wären hingegen in einem Idealfalle die Bahnlinien ganz gerade, und erfolgte auch die Umkehr an dem Rande des Deckglases — sei sie nun durch chemische Reize (Sauerstoff-Konzentration!) sei sie durch Berührung veranlaßt — stets mit ähnlicher Präzision wie oben geschildert, so könnten nur jene Individuen gefangen werden, deren Bahn den Spalt kreuzte, alle anderen rangierten draußen, ohne ihn jemals zu erreichen. Von diesem Idealfalle ist natürlich die Wirklichkeit ziemlich entfernt, aber der Unterschied in der Geschwindigkeit der Ansammlung in Präparaten mit regelmäßig schwimmenden gegenüber solchen mit unruhig umherflatternden Exemplaren ist sehr deutlich.

Das Auffallendste an dem ganzen Reaktionsverlaufe der Thiospirillen ist der wesentliche Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Chromatien. Ist auch der Enderfolg bei beiden Organismen der gleiche, eine Anreicherung an hellen Stellen auf dem Wege der Phobotaxis, so ist die Art und Weise, mit der die phobotaktische Reaktion ausgeführt wird, doch weit verschieden: Hier eine einfache Umkehr, dort ein „Schrecken". Diese Tatsache zeigt, daß die Reaktionen auf Lichtreize bei den Purpurbakterien, die man bisher alle unter der Bezeichnung „Schreckbewegungen" subsumierte, sehr verschieden sein können, was auch schon Molisch gelegentlich andeutet. Ja es können unter verschiedenen Umständen selbst die gleichen Bakterien eine verschiedene Reaktionsart an den Tag legen, wovon ja in Kapitel V auf Seite 542 einige Beispiele angeführt sind. Das Reaktionsbild wird noch viel bunter, wenn man die verschiedenen Chromatien und Rhodospirillen zum Vergleiche heranzieht.

Ganz ohne Zweifel liegt all diesen Reaktionen, so verschiedenartig sie auch im einzelnen ausfallen mögen, das gleiche Prinzip zugrunde. Es besteht, wie wir in Kapitel VI sahen, in der Tendenz, der Geißelschraube eine gegenläufige Rotationsrichtung zu erteilen, und es sind nur Umstände von geringerer Bedeutung, die den Ablauf dieses Vorganges nach dieser oder jener Richtung modifizieren. Jedenfalls ist aber nicht eine „Schreck"-Bewegung das gemeinsame Prinzip. So treffend dieser Ausdruck das von Engelmann beschriebene Verhalten der kleineren Chromatien charakterisiert: das plötzliche, abgerissene Innehalten in der ursprünglichen Bewegung, das kurze Zurückprallen mit meist erhöhter Geschwindigkeit und die schließliche Wiederaufnahme der normalen Bewegung, so wenig ist er, wenn man nicht gerade das Wort „Schreck" seines eigentümlichen Sinnes berauben will, in anderen Fällen am Platze. Mir scheint seine Anwendung auf das oben geschilderte Verhalten der Thiospirillen ebensowenig gerechtfertigt, als für eine Lokomotive, die mit umgeschalteter Kuppelung rückwärts fährt.

Es sei bei dieser Gelegenheit noch kurz erörtert, inwieweit der Jenningssche Begriff der „Fluchtreaktion" auf unseren Fall Anwendung finden kann.

Dieser Begriff ist eine Abstraktion der bei verschiedenen Protisten beobachteten Tatsache, daß außer der gewöhnlichen Art der Bewegung noch eine andere vorhanden ist, die als Reaktion

auf allerlei Reize einzutreten pflegt. Nach dem Jenningsschen Schema befindet sich ein Protist entweder in Normalstimmung und zeigt dann die ihm eigentümliche normale Tätigkeit seines „Aktionssystems“ (der Geißeln, Cilien usw.), oder aber er befindet sich im Zustande des Gereiztseins und gibt während dieser Zeit die „Fluchtreaktion“, während der das Aktionssystem in besonderer Weise tätig und damit die Bewegung geändert ist.

Wie schief eine Übertragung des Begriffes Fluchtreaktion in dieser Fassung auf das Verhalten der Thiospirillen wäre, liegt auf der Hand. Nach den obigen Schilderungen vermag man ja zunächst gar nicht ohne weiteres zu entscheiden, welche von beiden Schwimmrichtungen die „normale“ ist, die, bei der das Geißelende sich vorn, oder die, bei der es sich hinten befindet. Und selbst wenn man dafür Anhaltspunkte geltend macht, die eine Stellung, etwa mit nachfolgender Geißel, als die „normalere“ zu bezeichnen und die andere als Fluchtreaktion ansprechen wollte, wäre man nur um wenig gebessert. Denn logischerweise sollte man verlangen, daß ein in „Fluchtreaktion“ befindliches Individuum, dem man neue Reize applizierte, die Flucht in verstärktem Maße zeigen müßte. Davon ist nun aber gar keine Rede, vielmehr haben wir ja gesehen, daß ein neuer Reiz stets mit einer neuen Umkehr beantwortet wird, gleichviel, ob sich das Thiospirillum in „normaler“ Bewegung oder „auf der Flucht“ befindet.

Was hier für die Thiospirillen auseinandergesetzt wurde, gilt natürlich auch für die Rhodospirillen, ja hier in noch weiterem Maße, weil man bei ihrer beiderseitigen Begeißelung nicht einmal in Versuchung kommen kann, nach einem Vorder- und Hinterende und einer „normalen“ Bewegungsrichtung zu suchen.

Es liegt auf der Hand, daß sich diese Ausführungen auch auf andere Reizmittel, sowie andere Organismen übertragen lassen. Z. B. gilt ähnliches für die Chemotaxis der Thiospirillen, wie aus unserer gelegentlichen Bemerkung auf Seite 541 erhellt, und schon aus Pfeffers[1]) Angaben kann man schließen, daß es für gleichpolig gebaute Bakterien ganz allgemein gilt.

Aber auch bei Organismen, die typisch unipolar gebaut sind und eine normale Bewegungsrichtung haben, die sie bei einer Reizung in charakteristischer Weise ändern, müssen wir in der Anwendung des Begriffes der Fluchtreaktion in der oben gegebenen

---

1) Pfeffer, Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen, Bd. II, S. 647.

Fassung und seinen Konsequenzen vorsichtig sein. Hierfür sind die Chromatien ein Beispiel. Gewöhnlich dauert die Rückfahrt dieser Bakterien, das „Schrecken“ eine ganz begrenzte Zeit, während der man die Wirkung etwa applizierter weiterer Reizungen nicht übersehen kann. Gelegentlich bekommt man aber auch Exemplare und Präparate mit ziemlich vielen solcher vor Augen, deren Rückwärtsschwimmen sich über eine ganze Anzahl von Sekunden erstreckt. Hier hat man es in der Hand, ganz analoge Versuche zu machen, wie an den Thiospirillen. Sind sie mitten in der Rückfahrt begriffen, und ist die spontane Umkehr erst nach einigen Sekunden zu erwarten, so bringt der neue Reiz sofort die Rückwärtsbewegung zum Ausklingen und stellt die normale Bewegungsrichtung wieder her. Ganz Ähnliches konnte ich an den Chloronien gelegentlich beobachten. Sie können, wie ich kürzlich schilderte[1]), ebenfalls Schreckreaktionen zeigen, die, soweit bisher publiziert, auf plötzliche Erhellung erfolgen[2]). Im vergangenen Frühjahr hatte ich auch Gelegenheit, in einem Präparate gute Umkehrbewegungen zu beobachten. Wie die Spirillen durch Verdunkelung, so ließen sich hier die Chloronien durch stets wiederholte Erhellung zum dauernden Hin- und Herrangieren im Gesichtsfelde veranlassen.

Diese Tatsachen lehren zur Genüge, daß bei den in Rede stehenden Organismen der durch den Reiz bewirkte Zustand der Erregung nicht ohne weiteres mit der Dauer der geänderten Tätigkeit des Aktionssystems gleichgesetzt werden darf und daß der sichtbare Erfolg des Reizes hier nur in der Umschaltung der Geißeltätigkeit zu sehen ist, nicht etwa in der Aufrechterhaltung der umgeschalteten Bewegung. Ob diese lange währt, wie bei den Spirillen, oder in der Regel sehr bald wieder zum Stillstande kommt und zu weiteren Komplikationen führt, wie bei den Chromatien, ist erst eine Frage sekundärer Natur und vermutlich im wesentlichen von der Einrichtung und Wirkungsweise des Bewegungssystems abhängig. Unter Umständen könnten sogar schon rein „mechanische“ Momente für die Verschiedenheit dieses Erfolges maßgebend sein. Eine Lokomotive ist vermöge der Konstruktionsverhältnisse ihres Körpers und „Aktionssystems“ ohne

1) Joh. Buder, *Chloronium mirabile*. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 31, 1913, S. (81).

2) Wie ich mich inzwischen mehrfach überzeugen konnte, reagieren sie unter Umständen auch auf Verdunkelung.

weiteres imstande, beliebig lange Zeit vorwärts oder rückwärts zu fahren. Wollte man aber den Propeller eines Flugzeuges umschalten, so würde die Rückwärtsbewegung bald mit einem Überschlagen enden. Natürlich soll mit diesem Hinweise nicht gesagt sein, daß solche und ähnliche Momente allein in Frage kommen; doch will ich hier der Diskussion anderer Faktoren nicht weiter nachgehen.

c) Polare Unterschiede der Reizbeantwortung.

Während ich das im vorigen Abschnitt geschilderte Rangieren der Thiospirillen im Lichtspalte mit Vergnügen verfolgte, fiel mir bald eine Erscheinung auf, die mich mehr und mehr fesselte. Sobald sich nämlich ein Exemplar in einer zum Spalte annähernd senkrechten Bahn richtig eingefahren hatte und in der oben geschilderten Weise an jeder Schattengrenze stoppte und zurücksteuerte, ließ sich beobachten, daß stets, wenn das Geißelende voranging, die Grenzlinie nur wenig überschritten zu werden brauchte, um die Reaktion auszulösen, daß auf der anderen Seite des Spaltes, wo das geißelfreie Ende voranging, meist der ganze Körper in den Schatten tauchte, ehe die Rückkehr einsetzte. Dies Schauspiel sah ich in zahlreichen guten Präparaten an Hunderten von Exemplaren sich Dutzende von Malen stets mit der gleichen Präzision wiederholen.

In anderen Fällen war das Verhalten dem Sinne nach das gleiche, aber dem Ausmaße nach ein wenig abweichend. Es konnte nämlich geschehen, daß auch Exemplare mit dem Geißelende voran ziemlich tief in die Dunkelheit eindrangen, bis zur Körperlänge, ja selbst noch darüber hinaus: dann war aber auch der Weg, den sie in entgegengesetzter Richtung im jenseitigen Schattenraume zurücklegten, immer um ein deutlich bemerkbares Stück länger und zwar etwa um die Körpergröße des Bakteriums.

In ganz vereinzelten Fällen gelangte auch eine Abweichung vom Durchschnitt nach der anderen Richtung zur Beobachtung. Dann erfolgte die Reaktion bereits, wenn das Spirillum zu etwa $^2/_3$ bis $^3/_4$ der Körperlänge im Schatten war, während bei der Rückfahrt der andere Pol den Schattenrand nur eben zu berühren brauchte.

Schon aus der Art und Weise, wie sich das verschieden tiefe Eintauchen der beiden Pole abspielte, ging hervor, daß dafür nicht etwa eine gröbere Einseitigkeit der Versuchsanordnung schuld sein

konnte. Es handelte sich auf beiden Seiten um völlig gleich scharfe Schattengrenzen. Übrigens genügte ja schon die Tatsache, daß etwa ebenso viele Spirillen, in derselben Himmelsrichtung schwimmend, den Geißelpol vorn hatten wie hinten, um zu zeigen, daß einseitige, durch die Apparatur hervorgerufene Bedingungen für das Resultat nicht in Frage kamen. Also blieben nur solche übrig, die im Organismus selbst lagen.

Von vornherein waren zur Erklärung der Erscheinung ja eine ganze Reihe von Möglichkeiten geboten. Es war mir schon aus zahlreichen früheren Versuchen mit totaler Verdunkelung bekannt, daß zwischen Reizbeginn und Reaktionsbeginn auch bei den frei beweglichen Organismen eine zwar meist sehr kleine aber doch deutlich bemerkbare Zeitspanne, die man also als Reaktionszeit bezeichnen kann, verstreicht. Unter diesen Umständen hätte bei gleicher Empfindlichkeit und Reaktionszeit unter Umständen schon eine Verschiedenheit der Bewegungsgeschwindigkeit in den beiden Schwimmlagen zu ähnlichem Verhalten führen können, wenn z. B. die Schwimmgeschwindigkeit in der einen Richtung mit nachfolgender Geißel bedeutend größer war, als in der anderen. In der Tat hatten ja bisweilen solche Verschiedenheiten gelegentlich (S. 542 u. 543) beobachtet werden können. Allerdings war eine große Differenz in der Schwimmgeschwindigkeit bei diesem Versuche nicht bemerkt worden. Im Gegenteil schien sie gerade in den hierzu verwandten Präparaten auffallend gleich zu sein. Zur Erklärung der fraglichen Erscheinung auf dieser Grundlage wären aber gerade sehr große Unterschiede nötig. Wenn z. B. ein 60 μ langes Exemplar auf der einen Seite bis etwa 60 μ, auf der anderen bis etwa 6 μ eintauchte, so wäre, ceteris paribus, ja eine zehnmal größere Geschwindigkeit notwendig, um in der gleichen Zeit diese Strecken zurückzulegen. Davon war ja aber sicher keine Rede!

Auch wäre es ja ein äußerst unwahrscheinliches Zusammentreffen, wenn etwa stets die Geschwindigkeitsunterschiede so abgestimmt wären, daß auf der einen Seite stets das ganze Exemplar, auf der anderen nur ein kleiner Teil eintauchte. So mußten für den Erfolg also andere in den Reizvorgängen selbst liegende Ursachen verantwortlich gemacht werden.

Um ihnen näher auf die Spur zu kommen, knüpfte ich an diese Beobachtungen (künftig als Grundversuch bezeichnet) eine Reihe weiterer Versuche an.

Ich stellte fest, was geschieht, wenn dem mit vorn befindlicher Geißel schwimmenden Exemplare vorsichtig ein Schattenrand von hinten genähert und allmählich über den Körper weggeführt oder längere Zeit, einen größeren Teil des Körpers bedeckend, in der gleichen Geschwindigkeit mitgeführt wird.

Ferner verfolgte ich das Verhalten eines mit nachfolgender Geißel schwimmenden Exemplares, das sich einem Schattenrande nähert und mit dem geißelfreien Ende, wie im Grundversuche, in den Schatten eindringt. Nur wurde diesmal verhütet, daß das geißeltragende Ende mit in den Schatten eintrat, sondern dieser wurde, nachdem das Exemplar bis zur Hälfte, drei Vierteln oder je nach Wunsch eingedrungen war, wiederum mit ihm mitgeführt, so daß das geißeltragende Ende, wie oben, nicht mit in den Schatten gelangen konnte.

Die technische Durchführung dieser beiden Versuchsreihen gestaltete sich einfacher und leichter, als bei der verhältnismäßig ja nicht sehr bedeutenden absoluten Größe der Organismen zu erwarten stand. Der Schattenrand bestand wieder in der Grenze des Spaltbildes, das wie oben in das Gesichtsfeld projiziert wurde. Ihn im gegebenen Augenblicke mit der gewünschten Geschwindigkeit, genügenden Gleichmäßigkeit und der notwendigen Anpassungsfähigkeit an Geschwindigkeitsschwankungen des Objekts in Bewegung zu setzen, schien aber ein sehr schwieriges Beginnen. Dies mit dem Spalte aus freier Hand zu wagen, verbot sich natürlich von vornherein. Ich versuchte es auch überhaupt nicht erst auf diesem Wege, sondern umging die Schwierigkeit dadurch, daß ich das Spaltbild unverrückt im Gesichtsfelde stehen ließ, aber den Objektträger auf einem Kreuztische der üblichen Konstruktion in der gewünschten Weise bewegte. Hierdurch wird praktisch das Wesentliche der geforderten Versuchsanordnung, die relative Verschiebung vom Schattenrand gegen den Organismus, oder das Verharren des Schattenrandes an einer bestimmten Stelle des vorwärts schwimmenden Bakteriums, ebenso erreicht, wie durch ein Verschieben des Spaltes. Der bequemeren Lesbarkeit zuliebe sei es jedoch gestattet, bei der Schilderung der Versuche so zu sprechen, als wenn der Spaltrand selbst verschoben würde, und der Tisch ruhig stände.

Es versteht sich, daß man solche Versuche nicht auf unbegrenzte Dauer ausführen konnte. Voraussetzung des Gelingens war überhaupt die Anwesenheit einer genügenden aber nicht zu

großen Zahl von stetig schwimmenden Organismen im Präparate, die Abwesenheit von Reizquellen anderer Art, z. B. von Detrituspartikeln, die etwa chemotaktische Reaktionen auslösen konnten, usw. Aus der Zahl der im Gesichtsfelde befindlichen Organismen kamen für den Versuch, nach der ganzen Anlage der Versuchsanordnung, auch nur solche in Betracht, deren Bewegungsrichtung möglichst genau senkrecht zum Spalt verlief. Geringe Abweichungen bis zu 5 Winkelgraden waren noch erlaubt, größere Winkel hingegen schon deswegen unbequem, weil sich gleichzeitig nur eine Schraube des Kreuztisches (der üblichen Konstruktion) mit genügender Sicherheit andrehen läßt und infolgedessen ein schief schwimmendes Exemplar zu bald seitlich aus dem Spaltbereiche kommt. Die Dauer der partiellen Beschattungsversuche fand ihr natürliches Ende in dem Augenblicke, wo infolge nicht zu vermeidender kleiner Unstimmigkeiten in der Geschwindigkeit der Organismen und des Tisches (resp. des Spaltbildes) schließlich doch der andere Pol mit in den Schatten schlüpfte und damit die Umkehr auslöste. Auch die Annäherung an den Rand des Deckglases, oder ein aus nicht ersichtlichen Gründen erfolgendes seitliches Abweichen aus der ursprünglichen Richtung führte zum Abbruch des Versuches. Eine Stoppuhr diente dazu, die Dauer der einzelnen Versuche zu messen. Sie wurde in Tätigkeit gesetzt, sobald die Schattengrenze sich an der gewünschten Stelle des Organismus befand und dann mit fortrückte, und wurde ausgeschaltet, sobald aus einem der genannten Gründe der Versuch als beendet betrachtet wurde.

Hat man für leichten Gang der Schrauben gesorgt, so gelingt es nach einigen Viertelstunden Übung, die Regulierung der Verschiebung mit genügender Sicherheit „in die Hand“ zu bekommen.

Auf diesem Wege ließen sich nun die beiden sich gegenseitig ergänzenden Versuche, die oben angedeutet wurden, leicht durchführen. Beide ergaben in einer größeren Versuchsserie übereinstimmende Resultate.

Erreichte der Schattenrand das mit der Geißel vorausschwimmende Spirillum von hinten und wurde rasch oder langsam über das Exemplar hinweg geführt, etwa $^1/_2 - ^2/_3$, in manchen Fällen aber auch $^3/_4$ der Körperlänge beschattend und mehr, so erfolgte keine Reaktion, auch nicht, wenn nun der Rand konstant an der gleichen Körperstelle gehalten und auch einige Zeit mitgeführt wurde. Die Versuche variierten natürlich ganz von selbst in der

Dauer der Beschattung und der Länge der verdunkelten Zone. Im günstigsten Versuche betrug die Zeitdauer 27 Sekunden. Während dieser Zeit waren etwa $^4/_5$ der Körperlänge (40—44 μ von 50 μ) im Schatten, und nur das die Geißel tragende Ende (6—10 μ) ragte ins Lichtfeld.

Im umgekehrten Versuche ließ sich mutatis mutandis der analoge Erfolg erzielen. Das Spirillum schwamm mit nachfolgender Geißel gegen den Schatten. Schon ehe es ihn berührte, wurde die Tischschraube leicht angedreht, um den Rand in gleichsinnige Bewegung der richtigen Größenordnung zu setzen. Jetzt ließ ich es durch plötzliches kurzes Nachlassen der Drehung in den Schatten eintauchen, bis nur ein kurzes Stückchen noch hervorragte, um dann sofort die Bewegung des Randes wieder aufzunehmen und der Bewegung des Exemplares anzupassen. Auch hier erfolgte nichts, solange die Spitze frei blieb — das war in den günstigsten Fällen etwa 5 μ eines 60 μ langen Individuums — aber sofortige Umkehr, wenn der Schatten über die Spitze wegglitt.

Der Vollständigkeit wegen wurde noch ein weiterer Versuch gemacht, der für die Thiospirillen zwar weniger von Bedeutung war als für die später zu behandelnden Chromatien. Es wurde dem mit nachfolgender Geißel schwimmenden Exemplare der Schattenrand von rückwärts genähert und auf eine kleine Strecke über das Ende geführt. Im Augenblicke, wo dies geschah, trat auch die Reaktion ein. Auf der einen Seite zeigt der Versuch ja den gleichen Erfolg, der sich schon beim Anschwimmen an die ruhende Grenzlinie mit vorausgehender Geißel bemerkbar machte. Immerhin ist er auch für die Thiospirillen schon lehrreich. Denn die hier realisierten Bedingungen für die Umkehr werden in der Natur nur ganz selten vorliegen. Bemerkenswert ist dabei, daß hier durch die Umkehr gerade das Gegenteil von dem erreicht wird, was sonst der Erfolg der Reaktion ist: das Verbleiben im Lichtraume.

Es ist dies ein neues Beispiel unter der Zahl der Fälle, wo die Hand des Experimentators die Versuchsbedingungen so einrichten kann, daß eine Reaktion gerade zu dem umgekehrten Erfolge führt als dem, der für den Organismus vorteilhaft ist und der auch durch die in der Natur gewöhnlich gegebenen Verhältnisse erreicht wird.

Mit diesem Versuche ließ sich ferner die Frage entscheiden, ob etwa bereits eine Beschattung der schwingenden Geißel allein

zu der Reaktion genügte, ohne daß gleichzeitig der Körperpol mit vom Schatten getroffen wurde. Aus dem Umstande, daß auch bei etwa 20 Sekunden langer Beschattung des Schwingungsraumes bis fast unmittelbar an den Insertionspunkt keine Reaktion erfolgte, darf wohl geschlossen werden, daß sie für die Lichtperzeption belanglos ist. Dieser Nachweis ist von einigem Interesse, da für andere Organismen und andere Reizmittel (Berührungsreize bei Chlamydomonaden und anderen Flagellaten) nach Pfeffer u. a. Autoren eine Empfindlichkeit der Geißeln wahrscheinlich ist.

Von allen diesen drei Serien habe ich, zunächst in etwa einem halben Dutzend guter Präparate, je einige Hundert Versuche gemacht, wobei ich mich stets zunächst durch den Grundversuch (Seite 568) überzeugte, daß das Exemplar gut und prompt reagierte. Gewöhnlich wurde an ein und demselben Exemplare, je ein Versuch aller drei Serien gemacht und dann die drei Versuche gleich noch einmal oder mehreremale wiederholt.

In den umstehenden Figuren (S. 574) habe ich versucht, zwei dieser Versuche durch eine Bilderreihe zu erläutern.

In vielen Fällen traten die den Abbruch des Versuches bedingenden Umstände, die ich oben (S. 571) erwähnte, schon nach 8—12 Sekunden ein, besonders, wenn danach gestrebt wurde, möglichst das ganze Spirillum bis auf einen kleinen Teil beschattet zu halten. Da kann natürlich schon bei den kleinsten Unstimmigkeiten in der Bewegung des Spirillums und der verschiebenden Schraube auch dieser Rest in den Schatten gleiten und die Reaktion eintreten. Begnügte ich mich hingegen damit, nur etwa die Hälfte eines größeren Thiospirillums zu verdunkeln, so war es ein Leichtes, dies Exemplar bis zu $^1/_2$ Minute quer durch das ganze Präparat zu verfolgen, bis dann schließlich der Deckglasrand erreicht wurde oder andere Ursachen für eine Bewegungsunregelmäßigkeit oder Umkehr dem Versuche ein Ende machten.

Nur bei vereinzelten Exemplaren trat die Reaktion schon ein, wenn der Schattenrand noch etwa um $^1/_3$ Körperlänge (ungefähr 15—20 μ) vom Geißelpole entfernt war.

Alle Versuchsresultate liefen also darauf hinaus, daß — ganz vorsichtig und allgemein ausgedrückt — eine Polarität in der Art der Reizbeantwortung vorhanden ist: Bei allen Serien genügte es zur Auslösung des Reizes unter den gegebenen Umständen, wenn ein verhältnismäßig kleines Körperstück, das den Geißelapparat trägt, auf kurze Zeit verdunkelt wurde, während eine viel längere

Beschattung des entgegengesetzten Polendes bis etwa zu $^2/_3$ des Körpers keine Umkehr der Bewegung zur Folge hatte.

Der Ausfall der geschilderten Versuche schien zunächst zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen der Erscheinung des Grundversuches auszureichen. Wie erinnerlich, wurden die drei Versuchsreihen ja angestellt, um zu entscheiden, worauf das merkwürdige Verhalten der Thiospirillen beruhte, die beim Durchqueren des Lichtspaltes mit vorausgehender Geißel gleich nach der Berührung des Schattenrandes umkehrten, während sie bei der Rückkehr am anderen Schattenrande bis zur Körperlänge eindrangen.

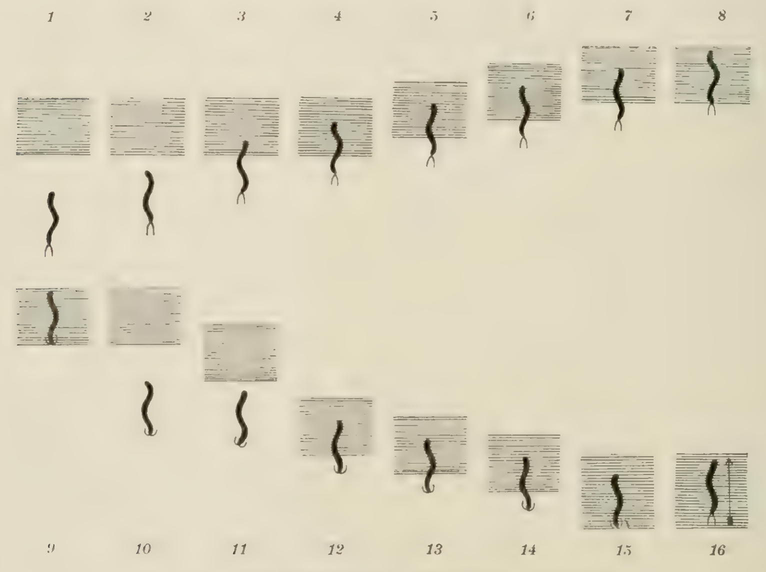


Fig. 10. *Thiospirillum* im beweglichen Lichtraume.

Bei *1* u. *2* schwimmt es an die zunächst ruhende Schattengrenze heran und tritt bei *3* u. *4* in den Schatten bis etwa zu $^3/_4$ der Körperlänge ein. Von jetzt ab wird nun die Grenze in gleicher Richtung und gleicher Geschwindigkeit etwa 20 Sekunden lang mitbewegt. hier nur angedeutet durch *5*, *6* u. *7*. Bei *8* tritt es ganz in den Schatten, um sofort den Geißelschlag und damit die Schwimmrichtung zu ändern *(9)*. Bei *10* ist es ein ganzes Stück in den Lichtraum zurückgeschwommen; nun wird der Schattenrand wieder heran- und über den Körper herüberbewegt bis etwa zur alten Stelle *(11* u. *12)*. um dann wieder auf eine Anzahl von Sekunden mitgeführt zu werden *(12—14)*. Bei *15* wird durch raschere Bewegung des Schattens auch das freie Ende verdunkelt (Wechsel der Geißeltätigkeit!), und nun schwimmt das Exemplar in den Schatten zurück *(16)*.

Die Erörterungen auf Seite 569 wiesen bereits darauf hin, daß die maßgebende Ursache in einem Gliede der Reizkette selbst ihren Sitz hatte. Stand es nun von vornherein frei, sie in den perzeptorischen, duktorischen, wie motorischen Phasen zu suchen, so schien der Ausfall der geschilderten Versuche vor allem auf einen Schluß hinzuzielen: die Lokalisation der Empfindlichkeit in

der der Geißel zunächst gelegenen Partie des Körpers. Dieser Schluß lag umso näher, als ja auch morphologisch diese Stelle, wie auf Seite 536 ausgeführt, durch größere Zuspitzung und Schwefelfreiheit sowohl dem anderen Pole als dem übrigen Körper gegenüber ausgezeichnet war. Dazu kam die Analogie mit der von Engelmann[1]) gelegentlich für *Euglena* berichteten Tatsache. Auch hier genügt bereits die Verdunkelung des geißeltragenden, von Chlorophyll freien Endes, um die vollständige Reaktion, die *Euglena* auf Verdunkelung zeigt, auszulösen. Engelmann zog kein Bedenken, schon aus dieser Beobachtung den Schluß auf die Lokalisation der Empfindlichkeit zu ziehen, und so nahm ich denn auch zunächst als sicher an, hier ein Analogon dazu vor mir zu haben.

Was gegen diese Annahme sprach, erschien nicht allzu belangvoll: Es war einmal die von Engelmann gelegentlich mitgeteilte Beobachtung, daß die großen Thiospirillen und Chromatien schon die Reaktion zeigen können, wenn auch nur das Vorderende (sc. das beim Schwimmen vorangehende) beschattet würde, zum andern die Tatsache, daß das Pigment der Purpurbakterien, das ja, wie wir seit Engelmanns Versuchen mit dem Mikrospektrum wissen, im engsten Zusammenhange mit der Lichtperzeption steht, gleichmäßig im Körper verteilt und nicht etwa auf den Geißelpol beschränkt sei. Wenn also der der Lichtperzeption zugrunde liegende photochemische Prozeß sich an dem Pigmente selbst abspielt, so war es zunächst nicht recht einzusehen, warum dies nur an einem Ende stattfinden sollte. Immerhin sind ja aber in diesem Punkte die Verhältnisse überhaupt noch so unübersehbar, daß hierauf kein allzu großer Wert zu legen war. Anders beim ersten Einwand. Bei näherem Zusehen enthält er überhaupt keinen Widerspruch gegen unsere Befunde, wenigstens soweit er sich auf die Spirillen bezieht: Die schon bei teilweisem Eintauchen in die Dunkelheit reagierenden Exemplare, die Engelmann sah, trugen offenbar ihr Geißelende vorn. Und für die Chromatien, die ja stets hinten begeißelt sind, brauchte ja eine ähnliche physiologische Differenzierung nicht vorzuliegen. Zudem war bei der Engelmannschen Versuchsanordnung für eine absolut scharfe Grenzlinie zwischen Hell und Dunkel nicht gesorgt, da der gewöhnliche Abbesche Kondensor keine genügende Strahlenvereinigung

1) Engelmann, Über Licht und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch. f. Physiologie, Bd. XXIX, S. 397 (1882).

gewährleistet, und beim Eintauchen des Vorderendes in den tiefen Schatten auch schon das Hinterende sich in einer Zone verminderter Helligkeit befinden konnte.

Schließlich mußte aber auch ein Umstand der eigenen Versuchsergebnisse noch berücksichtigt werden. Das Verhalten der auf Seite 468 unten genannten Exemplare bewies, daß sicher nicht immer eine ganz enge Begrenzung der Empfindlichkeit auf einen bestimmten Teil des Körpers vorlag. Während das eine Mal auf eine Länge der empfindlichen Zone von etwa 5 μ ($^1/_{10}$ bis $^1/_{15}$ der Körpergröße) geschlossen werden könnte, wären die Zahlen ein andermal etwa 20 μ u. $^1/_3$ der Körperlänge. Im letzten Falle deckte sich also sicher nicht die Zone der Empfindlichkeit mit der morphologisch durch Zuspitzung und Schwefelmangel gekennzeichneten Körperpartie, sondern griff weit darüber hinaus.

Doch braucht in diesem Verhalten natürlich kein Einwand gegen die Annahme der Lokalisation überhaupt gesehen zu werden; denn daß die Zone größter Empfindlichkeit unmittelbar an ganz unempfindliche Stellen grenze, war von vornherein nicht zu erwarten, vielmehr war wahrscheinlich, daß ein allmählicher Übergang statthabe, der sich ganz gut einmal auch weiter ins Innere des Körpers erstrecken könnte.

Alles in allem genommen, erschienen also die angeführten Bedenken zunächst nicht triftig genug, um den naheliegenden Schluß auf eine Lokalisation der Empfindlichkeit in dem einen, das Geißelsystem tragenden Körperpole wesentlich zu erschüttern.

Unter diesen Umständen war ich natürlich sehr erwartungsvoll, wie sich andere, ähnliche Organismen in dieser Beziehung verhalten würden, also etwa andere Thiospirillen und vor allen die Chromatien. Einige orientierende Versuche mit *Thiospirillum Rosenbergi* schienen auf ähnliches Verhalten zu deuten, doch ließ die Kleinheit, Flinkheit und Unstetigkeit der Bewegung keine sichere Entscheidung zu. Beobachtungen, die sicher gegen die obigen Annahmen gesprochen hätten, wurden nicht gemacht. Ich wandte dann meine Aufmerksamkeit den großen *Chromatium*-Formen zu, von denen ich gutes Material zur Verfügung hatte.

Läßt man die Chromatien zunächst gegen einen ruhenden Schattenrand anschwimmen, so benehmen sie sich gewöhnlich wie die Thiospirillen im typischen Falle, sie tauchen in weit überwiegender Mehrzahl mit ihrem ganzen Körper in den Schatten ein, ehe die Reaktion erfolgt. Einzelne Exemplare fahren auch

wohl noch ein Stückchen weiter hinein; hat man aber sehr lebhaft bewegliche Individuen vor sich, so ist dies aus erklärlichen Gründen die Regel; dann kann man oft sogar ein ziemlich weites Vordringen in den Schatten beobachten, ehe die Reaktion eintritt, die dann auch meist recht ausgiebig verläuft. Unter den langsameren Exemplaren lassen sich jedoch in der Tat einzelne finden, die bereits reagieren, ehe der Körper in seiner Gesamtheit beschattet ist. Immerhin kommt dies seltener vor, und niemals habe ich beobachtet (unter Hunderten von eigens darauf abzielenden Beobachtungen), daß dies geschah, ehe das Exemplar nicht schon bis zur Hälfte eingedrungen war.

Da, wie bekannt und in den früheren Kapiteln ausführlich erörtert, die Schwimmrichtung der Chromatien festgelegt ist und sie auf die Dauer nicht mit vorausgehender Geißel schwimmen können, so mußte hier die Gegenprobe natürlich wegfallen. Hingegen war es auch hier möglich, den Grundversuch, wenigstens nach zwei Richtungen hin, abzuändern: 1. Annäherung des Schattens von hinten an den Geißelpol, 2. Mitführen der Schattengrenze über dem halb in das Dunkel eingedrungenen Exemplare.

Der erste Versuch, das Nähern des Schattenrandes von hinten, verlief, wenn überhaupt genügend empfindliches Material vorlag, stets völlig eindeutig und gleichartig. So lange nicht der Schattenrand den Körper selbst berührte, geschah nichts, mochte auch die Geißel sekundenlang beschattet sein. In dem Augenblicke aber, wo der Schatten auf das Hinterende des Körpers selbst hinüberglitt, erfolgte gewöhnlich die Reaktion sofort. D. h. also, daß auch hier, wie bei den Thiospirillen der Geißel selbst kein quantitativ nur irgendwie belangreiches Empfindungsvermögen zukommt, daß dagegen schon das äußerste Hinterende des Körpers zur Aufnahme erfolgreicher Reizwirkungen hervorragend befähigt war.

Der zweite Versuch verlief nicht so eindeutig. Ich will die Ergebnisse in zwei Gruppen ordnen, bemerke aber gleich vorher, daß diese durch natürlichen Übergang verbunden waren.

1. Bei der Mehrzahl[1]) aller Beobachtungen spielte sich der Vorgang ganz ähnlich wie bei dem entsprechenden Versuche mit *Thiospirillum* ab. Der Körper konnte bis etwa zu $^2/_3$—$^3/_4$ in den Schatten eindringen, dann wurde der Schattenrand in dieser Stellung 5—10 Sekunden mitgeführt, ohne daß eine Reaktion erfolgte.

---

1) Schätzungsweise 60 %: ich habe zunächst keine genaueren Zählungen angestellt.

Ein längeres Mitführen scheiterte meist an der geringen Größe der Organismen.

2. Ein kleiner Prozentsatz[1]) reagierte bereits, wenn der mitgeführte Schatten das halb hinein getauchte *Chromatium* etwa $^1/_2$—1 Sekunde bedeckt hatte.

Der Rest zeigte ein vermittelndes Verhalten. Das Verhalten der unter (2) genannten Exemplare läßt noch keine völlig eindeutige Interpretation zu. Man könnte es mit der Annahme erklären, daß auch das Vorderende sensibel sei, aber in geringerem Grade als das Hinterende, muß aber auch an die Möglichkeit denken, daß bei annähernd gleich hoher „Empfindlichkeit" der beiden Pole, der verspätete Eintritt der Reaktion auch durch die Reizleitung zum Bewegungsorgan, die hier über einen weiteren Weg zu erfolgen hat, verzögert werden kann.

Auch mit Rücksicht auf die unter 1. angeführten Ergebnisse läßt sich keine sichere Entscheidung über den Sachverhalt fällen. Denn das dort beobachtete Ausbleiben einer Reaktion bei 5—10 Sekunden langer Beschattung der vorderen $^3/_4$ des Körpers kann sowohl durch eine besonders geschwächte Empfindlichkeit des Vorderendes, als auch durch eine aus unbekannten Gründen besonders erschwerte oder unterbrochene Reizleitung erklärt und also für beide Annahmen als Grenzfall angesehen werden. Es muß zunächst unentschieden bleiben, welche der genannten Möglichkeiten vorliegt und ob nicht vielleicht noch andere Gesichtspunkte zur Erklärung herangezogen werden müssen.

Es leuchtet ein, daß sich solche Überlegungen auch auf die Thiospirillen anwenden lassen, und es bedarf der Sammlung von weiterem Tatsachenmaterial und der Anstellung neuer Versuche, um zu einem sicheren Schlusse zu kommen.

In der Tat sprechen einige Beobachtungen an *Chromatium*, die erst nach Abschluß der Arbeit angestellt wurden und im einzelnen noch nicht diskussionsreif sind, dafür, daß auch der von Geißeln freie Pol im Prinzipe zur Perzeption von Lichtreizen fähig ist, wenn auch unter den Umständen, die in meinen bisherigen Versuchen und den dazu verwandten Präparaten herrschten, eine partielle Verdunkelung des Vorderendes erfolglos bleibt.

Gilt dies nun für *Chromatium*, so wird vermutlich sich auch ähnliches für *Thiospirillum* herausstellen.

---

1) Schätzungsweise 25 %.

Unter diesen Umständen erscheint es mir also nicht sicher, daß sich der Schluß auf eine scharfe Lokalisation der Lichtempfindlichkeit wird aufrecht erhalten lassen.

Wenn ich mir hier in der Deutung der Versuchsergebnisse einige Zurückhaltung auferlege, so bleiben davon die geschilderten Versuchsergebnisse selbst, als Tatsachen, natürlich unberührt. Um sie hier am Schlusse dieses Abschnittes noch einmal kurz zu kennzeichnen, fasse ich sie in die folgenden Sätze zusammen: Es hat sich unter den in meinen Präparaten und Versuchen herrschenden Umständen eine Polarität in der Reizbeantwortung gezeigt, die darin besteht, daß zur Auslösung der Umkehr des *Thiospirillum jenense* die kurze Verdunkelung eines verhältnismäßig kleinen Körperstückes, das dem Geißelapparate zunächst gelegen ist, genügte, während eine viel längere Beschattung der Bakterien vom entgegengesetzten Polende her bis zu $^2/_3$ der Körperlänge (in günstigen Fällen $^4/_5$ bis $^5/_6$ der Körperlänge während 20—30 Sekunden) keine Änderung der Bewegung zur Folge hatte. Innerhalb gewisser Grenzen ließen sich auch ähnliche Verhältnisse für *Chromatium* beobachten, doch war hier der polare Gegensatz nicht so auffällig und auch nicht so regelmäßig vorhanden, wie bei den Thiospirillen.

VIII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Einige der Beobachtungen wurden bereits in den einzelnen Abschnitten kurz diskutiert. Da es mir zweckmäßig erscheint, weitergehende Erörterungen allgemeiner Natur erst nach der Veröffentlichung anderer Beobachtungen anzustellen, will ich mich hier mit einer kurzen Zusammenfassung der wichtigsten, in diesem Aufsatze erwähnten Punkte begnügen.

Bisher waren polare Differenzierungen am Bakterienkörper der Hauptsache nach nur als einseitige Ausbildung der Geißeln oder einseitige Lage der Sporen näher bekannt. In der Gattung *Thiospirillum* treten nun weitere Unterschiede der beiden Pole in Form, Inhalt und physiologischen Eigenschaften auf. Das den Geißelschopf tragende Ende ist zunächst durch eine stärkere Zuspitzung, durch das Fehlen von Schwefelkörnchen und schließlich durch sein Verhalten Lichtreizen gegenüber gekennzeichnet.

Mit den angeführten Eigenschaften ist die Differenzierung der genannten Region noch nicht erschöpft. Vielmehr lassen einige

Andeutungen vermuten, daß ein eigens darauf gerichtetes Studium weitere morphologische Einzelheiten enthüllen wird, die möglicherweise in einem bestimmten Zusammenhange mit der Regulation der Geißeltätigkeit stehen.

Trotz dieser weitgehenden polaren Ausgestaltung des Körpers, mit der der Besitz eines einzigen Geißelschopfes in engster Beziehung steht, ist das *Thiospirillum jenense* imstande, mit annähernd gleicher Leichtigkeit vor- und rückwärts zu schwimmen. In jeder dieser Situationen, sowohl bei hinten als bei vorn befindlichem Geißelschopfe, kann es, durch sichtbare oder unsichtbare Ursachen veranlaßt, die gegenteilige Schwimmrichtung einschlagen und für lange Zeit darin verharren. Dies erscheint ziemlich auffällig in Anbetracht der verbreiteten Meinung, daß auch für die Bakterien die bei den Flagellaten, Algenschwärmern usw. herrschende Regel allgemein gelte, wonach durch einseitige Begeißelung auch eine bestimmte Schwimmrichtung festgelegt sei, die nur infolge von Reizen ganz vorübergehende Abweichungen erfahren könnte. Manche Bakterien, wie z. B. u. a. die Chromatien, folgen in der Tat dieser Regel. Immerhin stehen die Thiospirillen nicht isoliert da; so konnten unter Umständen auch bei den einseitig begeißelten Chloronien ganz ähnliche Erscheinungen beobachtet werden (während sie sich in anderen Fällen so wie Chromatien verhalten). Es ist übrigens von vornherein zu erwarten, daß zwischen den theoretischen Extremen der unbedingt einseitig festgelegten Bewegungsrichtung und der Fähigkeit, nach beiden Seiten hin mit absolut gleicher Leichtigkeit zu schwimmen, mannigfache Übergänge vorhanden sind, Formen, bei denen stets oder unter besonderen Bedingungen die eine der Bewegungsrichtungen mehr oder weniger hervortritt. Für die großen Thiospirillen ist es meist nicht ohne weiteres zu entscheiden, welches diese ist. Doch legen es gewisse Beobachtungen nahe, das Schwimmen mit nachfolgender Geißel als solche anzusehen, wofür auch die Analogie mit den kleineren Thiospirillen und anderen Spirillen ähnlichen Baues spricht.

Mag aber nun ein bestimmtes Ende als Vorderende deutlich festgelegt sein oder gar nicht, wie z. B. bei den beiderseits begeißelten Rhodospirillen, jedenfalls ist es nicht angängig, etwa die ganze Dauer der Rückwärtsbewegung als „Fluchtreaktion“ anzusprechen. Der unmittelbare Reaktionserfolg ist lediglich die Änderung der Geißelrotation, bildlich gesprochen, die Umschaltung des Propellers, nicht aber etwa die Aufrechterhaltung der umgeschal-

teten Bewegung. Dies geht unter anderem schon daraus hervor, daß neue Reizungen mit erneuter Umschaltung der Geißeltätigkeit beantwortet werden. Auch bei den Chromatien ließ sich in manchen geeigneten Fällen zeigen, daß ein während des Rückwärtsschwimmens beigebrachter Reiz eine sofortige Änderung der Geißeltätigkeit zur Folge hat.

Somit scheint also die einfache Umkehr der Thiospirillen nicht im prinzipiellen Gegensatze zu der Schreckbewegung der Chromatien zu stehen. Die für beide Erscheinungen gemeinsame Grundlage ist die durch bestimmte Reize erfolgende Umkehr der Rotationsrichtung der Geißel; von sekundären besonderen Eigentümlichkeiten der betreffenden Organismen, vielleicht auch nur ihres Bewegungssystems hängt es dann ab, wie das Bild der Reaktion im einzelnen ausgestaltet wird. Diese Auffassung gestattet es, die große Mannigfaltigkeit der Bewegungsreaktionen, die auf Lichtreize hin bei den Purpurbakterien verschiedener Art zu beobachten sind, von einem einheitlichen Gesichtspunkte anzusehen. Sie aber alle als Schreckbewegungen zu bezeichnen, wie dies bisher geschehen, hieße das Wort „Schreck" seiner eigentlichen Bedeutung berauben, da ja eine einfache Umkehr keineswegs als Schreck gewertet werden kann.

Die Geißeltätigkeit, von der hier die Rede war. läßt sich von dem Standpunkte der Bütschlischen Schraubentheorie erklären. Bei den Geißelsystemen der Chromatien sowohl wie der Thiospirillen liegen rechtsgewundene Schrauben vor, die bei hinten befindlicher Geißel (von oben gesehen) von rechts nach links rotieren, wie dies für andere Spirillen bereits bekannt ist. Die Geißel von *Chromatium* ist in der Ruhe eine annähernd zylindrische Schraube von 1—2 Windungen, während der Geißelschopf von *Thiospirillum* auf dem Mantel eines Kegels verläuft, wie bei manchen anderen Spirillen, und nur etwa einen halben Umgang beträgt. Die Rotation ist unter gewöhnlichen Umständen so geschwind, daß in $^{1}/_{25}$ Sekunde bereits mindestens ein voller Umgang beschrieben wird, da Momentaufnahmen von dieser Dauer statt der Geißel schon den vollen Lichtschweif zeigen, den man auch bei unmittelbarer Beobachtung mit dem Auge im Dunkelfelde als Rotationsfigur erblickt. Während die Geißel der Chromatien bei der Umkehr der Rotationsrichtung nach vorn gestreckt bleibt und ihr Schwingungsraum sich höchstens unwesentlich ändert, biegt sie sich bei den Thiospirillen über den Körper zurück.

Unter den im letzten Kapitel mitgeteilten Beobachtungen über die Beantwortung von Lichtreizen hat das Verhalten der Thiospirillen in der Lichtfalle meine besondere Aufmerksamkeit erregt. Schien es doch auf eine Lokalisation der Empfindlichkeit hinzuweisen, eine Annahme, die in dem Ausfall mannigfach abgeänderter Versuchsanstellungen eine Stütze fand. Hätte sich nun auch das Verhalten der Chromatien schließlich in den Rahmen dieser Auffassung bringen lassen, so schien doch der unregelmäßige Ausfall der Versuche Vorsicht in der Deutung zu gebieten und die Möglichkeit in den Vordergrund zu rücken, daß besondere Eigentümlichkeiten der Reizleitung oder noch andere, z. Z. nicht übersehbare Verhältnisse für die in Rede stehende Erscheinung verantwortlich zu machen seien. Das sind aber Erwägungen, die ebenso gut auf die Thiospirillen anwendbar wären, und so sehe ich zunächst davon ab, aus den mitgeteilten Tatsachen den Schluß auf die Lokalisation der phototaktischen Empfindlichkeit zu ziehen, und begnüge mich mit der Konstatierung einer polaren Verschiedenheit in der Reizbeantwortung. Völlige Klarheit wird erst durch weitere Untersuchungen zu gewinnen sein, die ich mir zunächst vorbehalte. Den gleichen Vorbehalt möchte ich auch für eine ausführlichere Behandlung der Beziehungen machen, die zwischen der Veränderung des Reizmittels und dem Reizerfolge bestehen. In diesem Aufsatze wurde ihrer nur in Kürze gedacht und lediglich an der Hand einiger Beispiele gezeigt, daß der Reizerfolg u. a. von der absoluten Höhe der Bestrahlungsintensitäten, der Größe der Verdunkelung, sowohl ihrem endgültigen Ausmaße als auch ihrem Gefälle nach, und schließlich auch von der Dauer der Verdunkelung abhängig sei und daß das Webersche Gesetz keine Gültigkeit zu haben scheint, wenigstens nicht über einen Bereich von wenigen Hundert Meterkerzen.

Für die Durchführung der Versuche standen mir die reichen optischen und anderweitigen Hilfsmittel des Leipziger Botanischen Institutes zur Verfügung, die von Herrn Geh. Rat Pfeffer nach meinen Wünschen noch mehrfach ergänzt wurden. Ich möchte ihm auch an dieser Stelle für das damit gezeigte Wohlwollen danken.

Angeführte Literatur.

Benecke, W., Bau und Leben der Bakterien. Leipzig 1912.

Buder, J., *Chloronium mirabile*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXI, 1913, S. (80), Generalversammlungsheft.

Bütschli, O., Protozoa in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig u. Heidelberg, Bd. I, Abt. 2.

— —, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

— —, Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Archiv f. Protistenkunde, Bd. I, 1902, S. 41.

Cohn, F., Untersuchungen über die Bakterien I u. II. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, 1875.

Ehrenberg, Chr. G., Die Infusionstiere als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.

Ehrenberg, Chr. G., Charakteristik von 274 neuen Arten von Infusorien. Monatsberichte d. Berliner Akademie d. Wissensch., 1840, S. 201 *(Ophidomonas sanguinea)*.

Engelmann, Th. W., *Bacterium photometricum*. Archiv für d. ges. Physiologie des Menschen und der Tiere, herausg. von Pflüger, Bd. XXX, 1883.

— —, Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Ebendaselbst Bd. 29, 1882, S. 387 ff.

— —, Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg., Bd. 46, S. 661, 1888.

Fuhrmann, Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 25, 1909.

Jennings, Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Übersetzt von Mangold. Leipzig 1910.

Jennings und Crosby, The manner in which bakteria react to stimuli. Amer. Journ. of Physiol., Bd. VI, p. 31—37, 1901.

Keil, F., Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 11, 1912.

Kolkwitz, Schizomycetes in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. V, Heft 1, 1909.

Migula, System der Bakterien. Jena 1897—1900.

Miyoshi, M., Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien der Thermen von Yumoto bei Nikko. Journ. Coll. of Science, Univ. Tokyo, Vol. X, (1897), S. 143.

Molisch, Die Purpurbakterien. Jena 1907.

Omeliansky, W., Über eine neue Art farbloser Thiospirillen. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XIV, 1905, S. 769.

Pfeffer, W., Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. I, 1884.

—, Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, 1888.

— —, Pflanzenphysiologie, 2. Auflage.

—, Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 35, 1900.

Reichert, K., Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 51, 1909.

Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, S. 371.

Siedentopf, H., Paraboloidkondensor. Eine neue Methode für Dunkelfeldbeleuchtung zur Sichtbarmachung und zur Momentmikrophotographie lebender Bakterien. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. 24, 1907, S. 104.

— —, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Ebenda, S. 13.

— —, Sichtbarmachung von Kanten im mikroskopischen Bilde. Ebenda, Bd. 25, 1908, S. 424.

— —, Ultramikroskopische Abbildung. Ebenda, Bd. 26, 1909, S. 391.

— —, Ultramikroskopische Abbildung linearer Objekte. Ebenda, Bd. 29, 1912, S. 1.

— —, Übungen zur Dunkelfeldbeleuchtung. Lpz. (Hirzel) 1912.

Úlehla, V., Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biologisches Centralblatt, Bd. XXXI, 1911.

Warming, Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenavn, 1875, Nr. 20—28.

Winogradsky, S., Schwefelbakterien. Leipzig 1888.

Zeißwerke, Jena; Druckschrift Mikro 230.

Eine möglicherweise einige Punkte meines Themas berührende Abhandlung von Straszewsky über *Chromatium Weissii* im Anzeiger der Krakauer Akad. d. Wiss. 1913 war mir bisher leider noch nicht zugänglich.

Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*[1].

Von

C. Correns.

Mit Tafel VIII und 11 Textfiguren.

In meinen Kulturen von *Mirabilis Jalapa* beobachte ich seit Jahren Individuen, die in eigentümlicher, recht auffälliger Weise von den normalen Pflanzen abweichen. Alle Blätter werden auf der Oberseite nach und nach fein hellbraun gefleckt oder besser gesprenkelt. Die Keimpflanzen und die jungen Triebe überwinterter Knollen sehen zunächst ganz normal aus; dann beginnt die Veränderung bei den ältesten Blättern und greift auf die jüngeren über, bis zuletzt alle, selbst die Hüllkelchblätter, sie zeigen. Beim einzelnen Blatt tritt sie zuerst an der Spitze auf und geht von ihr aus gegen den Blattgrund hinab. An den Stengeln und Blattstielen, auf den Blattrippen, an den Früchten („Anthokarpen"), die unreif lebhaft grün sind, fand ich sie nie.

Den bräunlichen Flecken entsprechen deutliche, wenn auch seichte Vertiefungen der Blattoberseite, die schließlich mehr oder weniger miteinander verschmelzen können. Die Blattunterseite bleibt wohl immer unverändert, so daß an ihr normale und fleckige Blätter nicht unterschieden werden können.

Die veränderten Blätter rollen sich häufig vom Rande her mehr oder weniger stark ein, was übrigens auch sonst bei *Mirabilis Jalapa* vorkommt. Ihre Lebensdauer ist aber normalen Blättern gegenüber kaum abgekürzt.

---

1) Ich habe über die nachfolgenden Beobachtungen schon 1912 ganz kurz auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte berichtet; ein Referat darüber steht in den „Verhandlungen", II. Teil, 1. Hälfte, S. 248 u. f.

Die Photographien 1, 2, Tafel VIII, und Textfig. 2 *B* geben das Aussehen der gesprenkelten Blätter gut wieder; die bräunlichen Flecken treten dabei heller auf dunklerem Grunde hervor. Textfig. 2 *A* ist ein normales, gleichzeitig mit *B* photographiertes Blatt.

Die ganzen Pflanzen stehen, sobald die Veränderung der Blätter eingetreten ist, in der Höhe und vor allem im Gewicht hinter sonst



a *b*

Fig. 1.

Zwei *Sordida*-Pflanzen *a*, *b* unter ihren normalen Geschwistern, schräg von oben aufgenommen. Die Blätter zeigen auf der Original-Aufnahme bei Betrachtung mit der Lupe die Sordago-Flecken sehr schön. Photogr. Dr. Lenz.

gleichartigen Pflanzen merklich, zum Teil sehr auffällig, zurück; Keimlinge und junge Sämlinge sind noch nicht zu unterscheiden. Textfig. 1 zeigt zwei ausgewachsene Individuen mit gesprenkelten Blättern zwischen ihren normalen Geschwistern (Aufnahme im September 1912). An ihnen muß auch die geringe Größe der Blätter auffallen; ich habe leider versäumt darüber Messungen zu machen.

Die Sprenkelung der Blätter kann wohl bei allen Sippen der *Mirabilis Jalapa*, die sich durch ihren Chlorophyllgehalt unterscheiden[1]), vorkommen. Ich habe sie nicht nur bei der dunkelgrünen *f. typica* sondern auch bei der hellgelbgrünen *f. chlorina* und der hell- und dunkelgrün gescheckten *f. variegata* nachgewiesen; auf die *f. semichlorina*, die im Chlorophyllgehalt etwa zwischen *f. chlorina* und *f. typica*, steht, habe ich sie noch nicht übertragen.



A *B*

Fig. 2.

Ein normales Blatt *A* und ein sordago-krankes Blatt *B* von *Mirabilis Jalapa*, etwas verkleinert. Photogr. Dr. Lenz.

Durch die bräunlichen Flecken erhält das für die betreffende Sippe charakteristische Grün einen auffälligen schmutzigen Ton.

---

1) Vergleiche dazu: Vererbungsversuche mit blaß-(gelb-)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre (1909). Bd. I, S. 291 u. f. Die *f. semichlorina* hatte ich damals noch nicht untersucht. Sie enthält 60—70 % des Chlorophylls der *typica* (während *chlorina* 28—30 % enthält) und entspricht etwa der *f. pallida*, die Shull bei *Melandrium album* (Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 31, S. (40) 1913) entdeckt hat.

Ich habe die Pflanzen deshalb in meinen Notizen „*sordidae*" genannt; diese Bezeichnung soll hier beibehalten und die Erscheinung selbst „Sordago" genannt werden[1]). Die Stöcke sehen aus, als wenn sie verstaubt und von Ungeziefer, etwa von Milben, befallen worden wären. So deutete ich auch zunächst die Erscheinung, doch waren Schädlinge nie nachzuweisen.

Anatomisches.

Die histologische Untersuchung der kranken Blätter lehrt, daß die braunen Flecken durch einen Absterbeprozeß zustande kommen, der in eigenartiger Weise auf die Palisaden beschränkt ist. In der Folge geht auch die darüber liegende Epidermis zugrunde und kommen allerlei Wucherungen der unter den Palisaden liegenden Zellen vor, die aber nur sekundärer Natur sind. Im einzelnen sind freilich noch nicht alle Punkte der Entwicklungsgeschichte der Sordago klargelegt[2]).

Das Mesophyll des normalen Blattes besteht aus etwa 6 Zellschichten, von denen die oberste als typische Palisadenschicht ausgebildet ist: die zweite (Sammelzellschicht) wird ihr zuweilen ähnlich.

Beim Suchen nach Entwicklungsstadien der Flecken findet man nun auf Blattquerschnitten sehr häufig Bilder, bei denen einzelne Palisaden tonnenförmig erweitert sind, ohne an Länge zugenommen zu haben, während ihre Nachbarn abgestorben, verbogen und zusammengedrückt sind (Fig. 3 *A*). Das Absterben trifft bald einzelne Zellen, bald ganze Gruppen. Die Erweiterung der einen Art Zellen kann so weit gehen, daß der Durchmesser aufs Drei- und Mehrfache steigt, selbst größer als die Längsachse wird. Dann sind die angrenzenden, abgestorbenen Zellen sehr stark gebogen (Fig. 3 *B*). Ihr Zusammengedrücktwerden kann soweit gehen, daß nur noch feine Streifen oder dünne Platten zu sehen sind. Sie behalten dabei ihren Inhalt, der zu einer bräunlichen Masse wird, in der reichlich noch kleine, aus den Chloroplasten stammende Stärkekörner nachzuweisen sind, die sich zunächst mit Jodjodkalium blauschwarz, später braunrot

---

1) Das Wort ist nach Analogie von Sorauers „Aurigo" aus *sordidus* gebildet.

2) Die Untersuchung geschah teils an Handschnitten durch frisches Material, teils an Mikrotomschnitten durch Blattstücke, die mit Flemming fixiert worden waren. Nach solchen Schnitten sind die beigegebenen Textfiguren mit der Camera gezeichnet und die Mikrophotogramme der Tafel aufgenommen worden. Ich verdanke diese der Freundlichkeit von Herrn Dr. Windel, Assistenten am Botanischen Institut der Universität Berlin.

und braun färben. Zusatz von Jodjodkalium ruft deshalb, besonders auffällig an frischen Schnitten, bei dem Inhalt der abgestorbenen Zellen schwarzblaue bis schwarzbraune Färbung hervor; dann sind

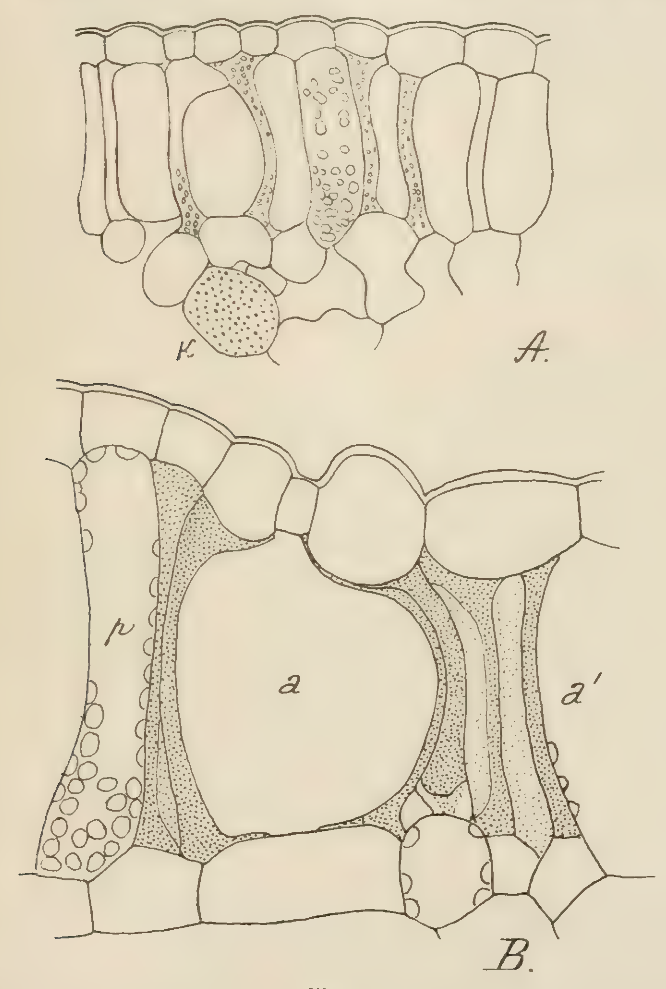


Fig. 3.

Querschnitte durch Sordago-Flecken. *A* = nach Behandlung mit Eau de Javelle, mutmaßliches Anfangsstadium, einzelne Palisaden angeschwollen, andere zerdrückt, mit kleinen Stärkekörnchen. *K* = Raphidenzelle im Querschnitt. Zeiß, Syst. E, Ok. 2. *B* = ohne vorherige Behandlung, eine normale Palisade *(p)*, mehrere zerdrückte (punktierte) und zwei angeschwollene Zellen *a*, *a'* zeigend. Zeiß, Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4.

sie zwischen den normalen Zellen besonders leicht auffindbar. Behandlung mit starker Javellescher Lauge, die den übrigen Zell-

inhalt weglöst, zeigt die Form und Größe der Stärkekörnchen deutlicher; sie erinnern oft lebhaft an stäbchenförmige Bakterien[1]). — Die Membranen der toten Zellen bleiben erhalten, sind aber zwischen den Inhaltsmassen ohne weitere Behandlung nicht überall zu sehen; löst man jedoch den Inhalt mit Eau de Javelle heraus, so treten

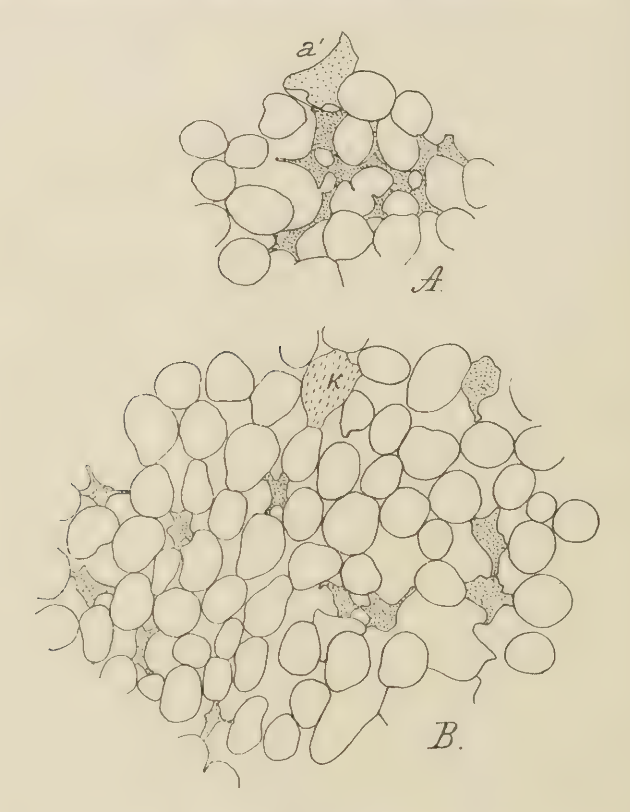


Fig. 4.
Stücke von Flächenschnitten durch die Palisadenschicht sordagokranker Blätter: *A* = mit einer Gruppe abgestorbener und einer absterbenden Zelle *(a')*, *B* = (etwas schief) mit meist einzeln liegenden, abgestorbenen (durch Punktierung hervorgehobenen) Zellen. *K* = Raphidenzelle. Beide Schnitte nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod liegend. Zeiß, Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $^4/_5$ verkleinert.

sie deutlich hervor. Sie brechen dann das Licht etwas schwächer als bei unveränderten Zellen; mit Chlorzinkjodlösung färben sie sich aber genau wie die normalen Membranen, so daß dann der eben-

---

1) Der reichliche Stärkegehalt der toten Zellen läßt wohl den Schluß zu, daß das Absterben sehr rasch erfolgt.

genannte Unterschied verschwindet. — Die anschwellenden Zellen führen noch einige Zeit Chloroplasten und darin Stärke, zuletzt sehen sie inhaltsleer aus.

Ob die Palisade ursprünglich Chlorophyllkörper führt oder an ihrer Stelle ein Raphidenbündel, was auch vorkommt, ist für ihr Schicksal gleichgültig; sie kann auch dann anschwellen (Fig. 9 bei *K'*) oder, wenn auch wenig, zusammengedrückt werden oder schrumpfen (Fig. 11 bei *K*).

Die zunächst angeschwollenen Zellen können selbst späterhin mehr oder weniger zusammengedrückt werden oder zusammenfallen, sind dann aber inhaltsleer und daran, und an ihrer Größe, von den von Anfang an abgestorbenen und zusammenfallenden zu unterscheiden (Fig. 10 bei *x*).

In der Frage, was das Primäre sei, die tonnenförmige Erweiterung der einen Zellen, die dann ihre Nachbarn zum Absterben bringen und zerdrücken müßten, oder das Absterben der anderen Zellen, das erst auf irgendeine Weise das Anschwellen jener veranlassen würde, habe ich mich früher der ersten Annahme zugeneigt, jetzt halte ich die zweite für wahrscheinlicher. Ich fand nämlich auf Flächenschnitten durch das kranke Blatt einzelne Zellen zwischen noch nicht wesentlich veränderten, deren Plasmaleib zusammengefallen war (auf dem Querschnitt mehr oder weniger sternförmig), ohne daß ein Druck mitgewirkt haben konnte (Fig. 4 *B*). Dabei war die Zellhaut dem Plasma gefolgt oder hatte sich stellenweise abgehoben. Ferner fanden sich ganze Gruppen solcher veränderter Zellen ringsum oder fast ringsum von noch äußerlich unveränderten umgeben (Fig. 4 *A*).

Fig. 3, Taf. VIII (bei *S*) und Fig, 5 *A* (S. 592) im Text zeigen, wieder an Blattquerschnitten, was ich für ein späteres Stadium der Fleckenbildung halten muß. Ein Teil der Palisaden ist der Länge nach, blasebalgähnlich, mehr oder weniger vollständig zusammengesunken (oder zum Teil zusammengedrückt).

Ohne weitere Präparation (Fig. 5 *A*) sieht man braune zackige Massen, in denen kaum Spuren der Zellgrenzen zu erkennen sind, und die quer über wie durch Fäden verbunden sind. Nach längerer Einwirkung von starker Javellescher Lauge (Fig. 5 *B*) sind die braunen Inhaltsmassen gelöst, und man erkennt, besonders nach Behandlung mit Chlorzinkjod, die zusammengeknitterten Palisadenmembranen sehr gut. Ihre scharfen Falten zeigen sich in der Flächenansicht als querverlaufende dunkle Linien. Die Quer-

verbindungen der Fig. 5 *A* lassen sich als die Stellen erkennen, wo die Seitenwände der Palisaden durch Tüpfel in Verbindung standen; die sonst engen Interzellularräume können dann durch Zug stark erweitert sein. Fig. 6 zeigt dies an zwei weniger geschrumpften Palisadenzellen noch besser.

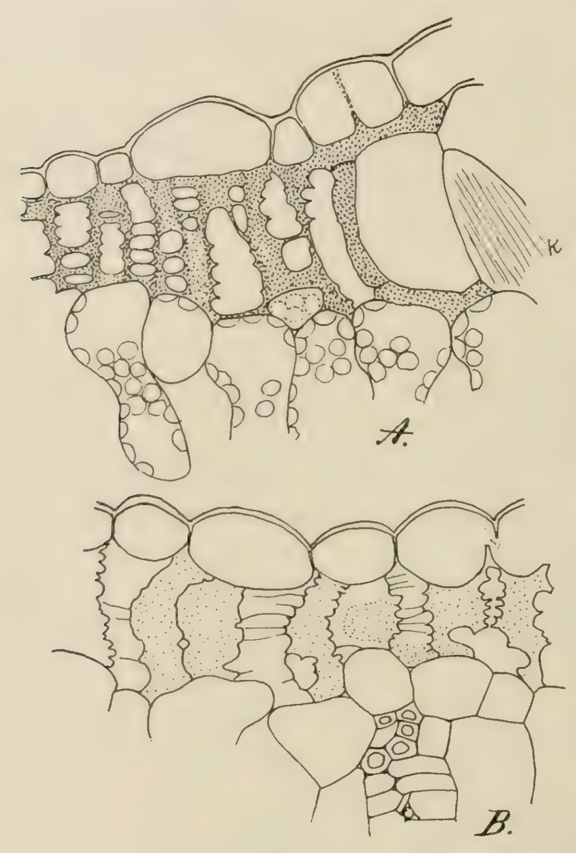


Fig. 5.

Stücke aus Querschnitten durch Sordago-Flecke: *A* = direkt in Chlorzinkjod liegend, *B* = nach vorhergehender Behandlung mit starker Javellescher Lauge. Bei *A* die zusammengeschrumpften Palisaden punktiert; *K* = eine Raphidenzelle. Das Zusammensinken nimmt von rechts nach links zu. Bei *B* die Inhaltsreste leicht punktiert. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $^4/_5$ verkleinert.

Die Epidermis, die lange wenigstens anscheinend normal bleibt, stirbt über den zerstörten Palisaden schließlich ab (oder kann wenigstens absterben) und sinkt ebenfalls zusammen (z. B. bei Fig. 7 B, rechts zu sehen). Dann ist der lichtbraune, eingesenkte

Fleck fertig. Die Farbe beruht auf der Bräunung des Zellinhaltes und dem Luftgehalt des abgestorbenen Gewebes, die Vertiefung auf dem Zusammensinken von Palisaden und Epidermis.

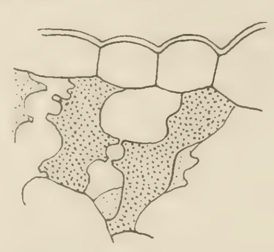


Fig. 6.
Stück aus einem Querschnitt durch einen Sordago-Fleck, zwei zusammengeschrumpfte Palisaden zeigend (punktiert). Behandlung mit Eau de Javelle und Chlorzinkjod. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4.

Es kommt nun oft — wohl nicht immer — vor, daß früher oder später während des Absterbens der Palisaden die Zellen der darunter liegenden Sammelschicht und besonders gern die angrenzenden Zellen der Gefäßbündelscheide zu wuchern anfangen. Sie erweitern sich, strecken sich senkrecht zur Blattfläche (also in der Längsrichtung der Palisaden) und teilen sich mehrmals der Quere, seltener der Länge nach (Fig. 4, Tafel VIII zwischen × und ×', und Fig. 7). Sie können so, mehr einzeln auswachsend, zwischen die abgestorbenen und absterbenden Palisaden hineinwuchern (Fig. 7, *A*, *B*) oder, zu vielen dicht gedrängt nebeneinander sich streckend, die ganze Schicht abgestorbener Zellen auf das Niveau der Epidermis heben (Fig. 4, Taf. VIII). Schließlich kann diese Decke offenbar noch abgestoßen werden. Eine neue Epidermis sah ich jedoch nicht entstehen und auch kein Hinauswuchern über das Niveau der abgestorbenen.

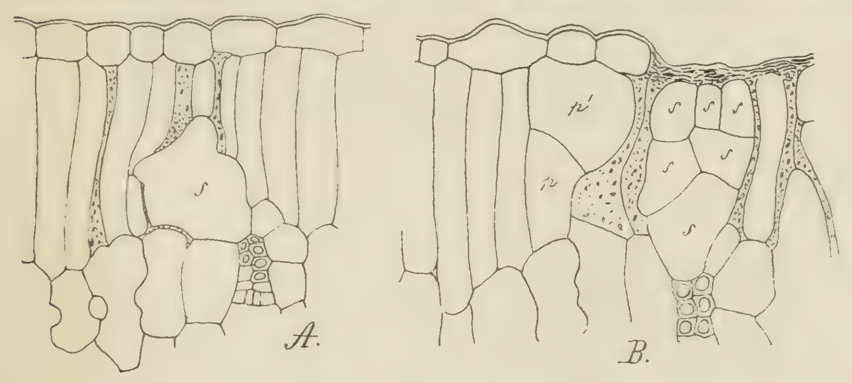


Fig. 7.
Zwei Stücke von Querschnitten durch sordagokranke Blätter, nach der Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod. *A* zeigt das beginnende Auswachsen einer Zelle *s* der Gefäßbündelscheide zwischen die teilweise abgestorbenen und desorganisierten Palisaden hinein. Bei *B* ist aus einer solchen ausgewachsenen Scheidenzelle ein ganzer Zellkomplex *s*, *s*, *s* . . . entstanden: *pp'* eine angeschwollene, einmal geteilte Palisade. Zeiß, Syst. E, Ok. 2, auf $^3/_4$ verkleinert.

Die Zellen führen reichlich Chloroplasten und in ihnen Stärke; sie bilden einen teilweisen Ersatz für die verlorenen Palisaden.

Diese Beobachtungen ließen mich eine Zeitlang daran zweifeln, ob die ganz stark angeschwollenen Zellen, die jeder Schnitt durch ein krankes Blatt zeigt, außer aus den Sammelzellen überhaupt auch außerdem noch aus Palisaden entstehen könnten. Feine Querschnitte geben oft, feine Flächenschnitte (die für die gegenseitige Lagerung der Zellen wichtig sind) nie eine Entscheidung über ihre Herkunft: doch lassen Bilder, wie Fig. 7 *B*, keinen Zweifel

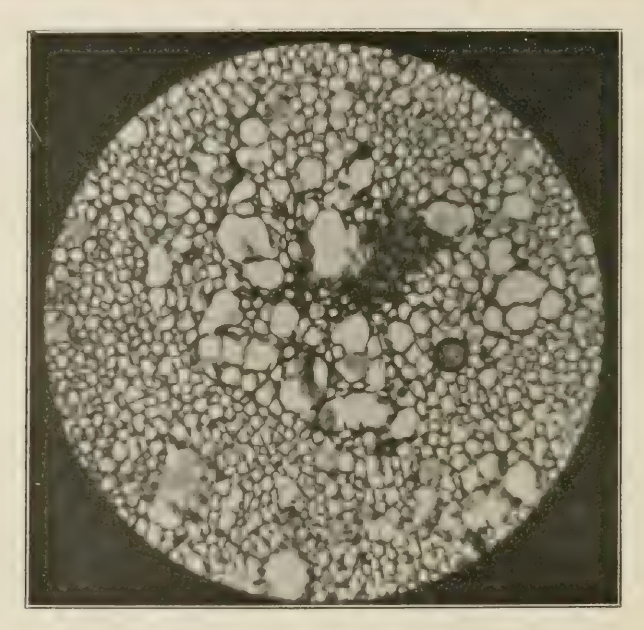


Fig. 8.
Flächenschnitt durch einen Sordago-Flecken. Zeiß, Syst. D, Ok. 4.
Photogr. Dr. Windel.

aufkommen, daß sie auch aus Palisaden entstehen können *(p, p')*. Sie zeigen auch, daß sich die Palisaden querüber teilen können.

Fig. 8 stellt einen Flächenschnitt durch einen kleinen braunen Flecken dar, der dem Alter nach den Querschnittsbildern der Fig. 5 entsprechen mag, als Mikrophotographie, und Fig. 9 ein Stück aus einem ähnlichen Schnitt stärker vergrößert. Es zeigt allerlei Stadien des Überganges von normalen (Palisaden-) Zellen *(p)* zu sehr stark erweiterten *(p'')*. Die große, mit *K'* bezeichnete Zelle ist aus einer Palisade hervorgegangen, in der ein Rhaphidenbündel

lag; nach der Orientierung des quer geschnittenen Bündels (das annähernd die ursprüngliche Größe der Zelle angibt) ist die Herkunft aus einer Sammelzelle oder Scheidenzelle ausgeschlossen. Bei den übrigen großen, mit p' und p'' bezeichneten Zellen ist die gleiche Herkunft nicht so sicher. Die abgestorbenen, zerdrückten Zellen sind punktiert. Fig. 10 (S. 596) ist ein Stück eines ganz



Fig. 9.

Stück eines Flächenschnittes durch die Palisadenschicht eines sordagokranken Blattes. Die abgestorbenen Palisaden sind punktiert, ihre Abgrenzung gegeneinander war nicht immer deutlich. p = normale Palisaden; p' = angeschwollene, aber noch Inhalt führende; p'' = angeschwollene, leere Zellen (Palisaden?); K = Raphidenzelle im Querschnitt, normal, K' = angeschwollen, unten in der Zelle das Nadelbündel quer durchschnitten, die ursprüngliche Größe der Zelle zeigend. Behandlung mit Chlorzinkjod. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $^4/_5$ verkleinert.

ähnlichen Schnittes, bei dem die Inhaltmassen der abgestorbenen Zellen durch Eau de Javelle herausgelöst worden waren, so daß die Membranen, und damit die Umrißlinien der einzelnen Zellen, ganz deutlich geworden sind. (Bei beiden Schnitten sind stellenweise die Membranen etwas zerrissen.) — Fig. 11 (S. 597) endlich ist

ein etwas schief geführter, sonst ähnlicher Schnitt, der weniger lang mit Eau de Javelle und dann mit Chlorzinkjod behandelt worden war. Er zeigt stellenweise sehr hübsch das Bild eines Querschnittes durch Eckenkollenchym: an Stelle des Lumens der Kollenchymzellen treten die angeschwollenen Pallisaden oder Interzellularen, an Stelle der Eckenverdickungen die zusammengepreßten oder zusammengefallenen Palisaden[1]). Hier sind auch die Membranen der einzelnen Zellen ganz deutlich. Da die Membranen sehr zart

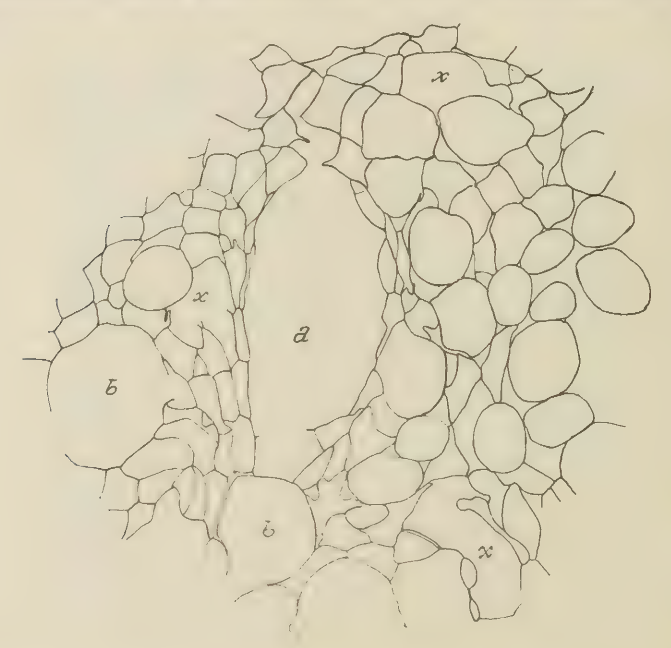


Fig. 10.

Ein ähnlicher Flächenschnitt wie Fig. 9; nach längerer Vorbehandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod liegend. Es sind nur noch die Zellwände zu sehen, z. T. zerrissen; links noch normale Palisaden, in der Mitte eine stark angeschwollene Zelle a, von zerdrückten umgeben; b = kleinere, angeschwollene Zellen; x = angeschwollene, später zerdrückte Zellen. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4, auf $^4/_5$ verkleinert.

sind, ist es nicht immer leicht, auf derartigen Querschnittsbildern einen Raum zwischen abgestorbenen Zellen als Zelle oder Interzellulare festzustellen.

1) Es sieht zunächst oft so aus, als ob Interzellularen mit einer braunen homogenen Masse, etwa Wundgummi, gefüllt wären, die geeignete Behandlung lehrt aber stets, daß ganze, zerdrückte Zellen vorliegen.

Die cytologischen Details habe ich nur auf einen Punkt hin genau untersucht, ob nämlich nicht irgend ein Krankheitserreger zu finden wäre, aber ohne jeden Erfolg.

Zusammenfassend dürfen wir wohl sagen: Die Fleckenbildung beginnt damit, daß einzelne Palisaden oder ganze Gruppen von solchen absterben. Die angrenzenden Palisaden wölben sich vor und drücken die abgestorbenen mehr oder weniger zusammen,

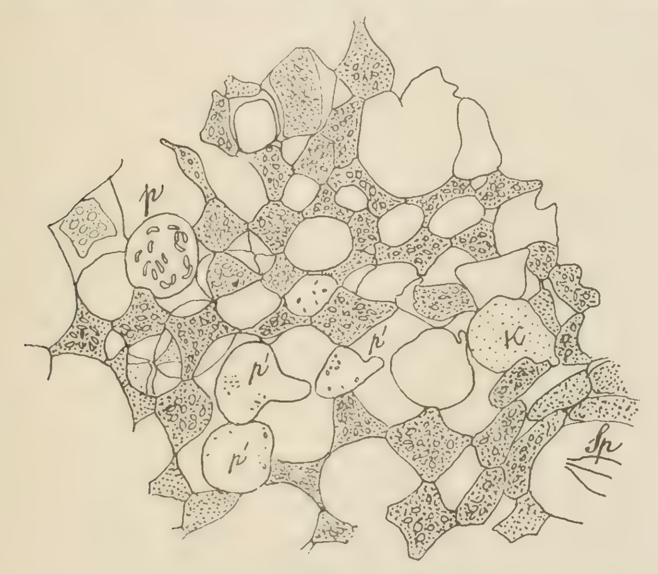


Fig. 11.

Stück aus einem etwas schief geführten Flächenschnitt durch einen Sordago-Fleck, nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod. In den abgestorbenen, punktierten Zellen auch die Stärkekörnchen angedeutet; p = eine Palisade mit viel Stärke; p' = Palisaden mit Stärkespuren; Sp = Spaltöffnung. Zeiß, hom. Imm. 2 mm, Comp. Ok. 4.

zerren sie auch auseinander — wobei die Interzellularen aber teilweise erhalten bleiben. Während der Absterbeprozeß neue Zellen ergreift und andere neue anschwellen, können die älteren angeschwollenen selbst absterben und zusammengedrückt werden. Dann sinkt das abgestorbene Gewebe zusammen oder wird von auswachsenden und sich teilenden Zellen der Sammelschicht und der Gefäßbündelscheiden zusammengedrückt. Schließlich kann das Abgestorbene mit der auch zugrunde gehenden Epidermis teilweise abgestoßen werden.

Die Epidermis fand ich nie primär erkrankt, und die unter den Palisaden liegenden, ruhenden oder hervorgewucherten Zellen überhaupt niemals; die Zerstörung geht also von den Palisaden aus und bleibt, von der direkt darüber liegenden Epidermis abgesehen, auch auf sie beschränkt. Diese strenge Lokalisation erklärt nun, warum die braunen Flecken nie am Stengel, am Blattstiel, über den Blattnerven oder an der jungen, grünen Frucht (dem Anthokarp, das aus dem Grunde der Perigonröhre entsteht) gefunden wurde, sondern immer nur in der Blattspreite und hier wieder auf der Oberseite, nicht auf der Unterseite. Palisaden sind eben nur hier vorhanden.

Vererbung.

Die Sippen der *Mirabilis Jalapa*, die jetzt mit Sordago behaftet sind, gehen auf zwei sicher verschiedene Quellen zurück. Die Mehrzahl stammt von einer mehr als 10 Jahre zurückliegenden Aussaat einer *variegata*-Sippe her, in der wohl schon von vornherein die Krankheit vorhanden war. Eine führt auf eine Pflanze der Sippe *gilvaroseostriata* (mit dunkelgrünem Laub) zurück, in der mir vorher niemals Sordago aufgefallen war. Diese Pflanze gab 1910 nach Selbstbestäubung unter 65 Nachkommen 13 *sordidae*, die sonst in nichts von ihren Geschwistern abwichen. Zwei weitere Pflanzen derselben Abkunft (Geschwister) brachten nur normale Nachkommen hervor. Diese Stammpflanze dürfte aus einer mutierten Sexualzelle entstanden, eine „Bastardmutante“ gewesen sein. Denn ich glaube nicht, daß ich *sordida*-Pflanzen in ihrer Antezedenz übersehen hätte, zumal da ich die *Sordidae* der *variegata*-Sippe schon kannte: streng beweisend ist der negative Befund natürlich nicht.

Die *Mirabilis Jalapa*-Pflanzen, die sonst unseren Winter nicht vertragen, lassen sich durch ihre rübenförmigen Wurzelknollen, ähnlich wie Dahlien, überwintern. Dabei zeigt sich, daß jedes Individuum, das die *sordida*-Eigenschaft überhaupt zeigt, sie jahraus, jahrein streng beibehält. Beim Austreiben sind zunächst die Sprosse normal, dann treten, wie bei Sämlingen, die braunen Sprenkelflecken auf. Äußere Einflüsse wirken, soweit meine Erfahrung reicht, kaum auf das Auftreten ein. Umgekehrt habe ich nie eine Pflanze, die im ersten Jahre die normale Belaubung zeigte, in späteren Jahren *sordida* werden sehen.

Eine nähere Untersuchung zeigte nun bald, daß die Sordago erblich ist und dabei ganz einfach den Mendelschen Gesetzen folgt.

Traten *sordidae* und normale Pflanzen in der durch Selbstbefruchtung erzielten Nachkommenschaft einer normal aussehenden Pflanze auf, so ließ sich leicht feststellen, daß die *sordidae* etwa $^1/_4$ der Gesamtzahl ausmachten, die normalen Pflanzen aber etwa $^3/_4$. Daraus ließ sich schon schließen, daß die betreffende normal aussehende P_1-Pflanze eine Heterozygote (normal + *sordida*) gewesen war, und daß der normale Zustand über die Sordago dominiert. Bestätigt wurde das durch das weitere Verhalten der Nachkommenschaft. Die *sordidae* gaben bei Selbstbestäubung ausschließlich nur ihresgleichen, waren also Homozygoten; die normal aussehenden Geschwisterpflanzen verhielten sich verschieden: etwa $^1/_3$ von ihnen gab nur normale Nachkommen, die anderen $^2/_3$ dagegen wieder je eine *sordida* auf drei normale Pflanzen usw.

Es handelt sich also um typischen Monohybridismus; das *sordida*-Merkmal ist rezessiv, und zwar so vollständig, daß ich, zurzeit wenigstens, die normalen Homozygoten und die Heterozygoten nicht unterscheiden kann.

Das Gesagte mag durch Mitteilung einiger Versuchsreihen belegt werden[1]).

Versuchsreihe I.

Die Versuche gingen von einer völlig normal aussehenden, hell- und dunkelgrün gescheckten (*variegata*) Pflanze von niedrigem Wuchs (*f. nana*) aus (2675), von der zwei Äste zur Selbstbestäubung in Gazesäcke eingeschlossen worden waren. Alle Nachkommen, 71 an Zahl, waren wieder *variegata*, dagegen hatten nur 52 normales Laub, 19 (etwa 27 %) waren *sordidae*.

Von 23 beliebig herausgegriffenen, normal aussehenden Pflanzen wurde wieder nach Selbstbestäubung die Nachkommenschaft aufgezogen. Das Ergebnis bringt Tab. 1 (S. 600).

Von den 23 normalen Pflanzen der zweiten Generation waren also 8 Homozygoten und 15 Heterozygoten, also 35 und 65 % statt 33,3 und 66,6 %, wie es das Spaltungsgesetz verlangt.

---

1) Es wurden Versuche der letzten Jahre ausgesucht, weil diese größere Zahlen umfaßten.

Tabelle 1.

Nr. des Versuches	Gesamtzahl	Davon		Nr. des Versuches	Gesamtzahl	Davon	
		sord.	%			*sord.*	%
12311	28	—	—	*12310*	45	13	29
12313	7	—	—	*12312*	27	7	26
12321	85	—	—	*12314*	44	10	23
12324	48	—	—	*12315*	20	5	25
12325	44	—	—	*12316*	30	8	27
12327	55	—	—	*12317*	14	5	36
12330	38	—	—	*12318*	28	7	25
12332	56	—	—	*12319*	42	17	40
Zusammen	361	—	—	*12320*	40	15	38
				12322	45	11	24
				12323	17	5	29
				12326	54	14	26
				12328	46	7	15
				12329	20	5	25
				12331	38	11	29
				Zusammen	510	140	27

Zählt man alle Pflanzen der dritten Generation, die von den 15 Heterozygoten abstammen, zusammen, so sind es 510; davon waren 140, also 27 % (statt 25 %) *sordidae.*

Einige Versuche gaben, wie zu erwarten[1]), neben *variegata*-Pflanzen auch einzelne dunkelgrüne *typicae;* darauf ist in der Tabelle keine Rücksicht genommen.

Versuchsreihe II.

Ausgangspunkt war eine Pflanze (1017), die sonst auf hellgrünem Grund *(chlorina)* schwach dunkelgrün gesprenkelt (also *variegata*) und völlig normal belaubt war, aber auch einen dunkelgrünen (*typica*) Trieb besaß. 4 Äste, darunter auch der dunkelgrüne, wurden zur Selbstbestäubung gesäckt[2]). Das Ergebnis ist in Tabelle 2 für die vier Äste getrennt zusammengestellt.

---

1) Vgl. die Anm. auf S. 587.

2) Wegen des Verhaltens der verschiedenen Grünfärbung, speziell der „Amphoterogonie" des dunkelgrünen und der *variegata*-Äste, sei auf die Abhandlung: Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen, Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 28, S. 418 (1910), verwiesen, sowie auf die „neuen Vererbungsgesetze", S. 69 (1912).

Tabelle 2.

Aussehen des Astes	Nr. des Versuchs	Gesamtzahl	normal				*sordida*				
			chlor.	*var.*	*typ.*	zusammen	*chlor.*	*var.*	*typ.*	zusammen	% der Gesamtzahl
variegata .	*11256*	5	1	3	1	5	—	—	—	—	—
variegata .	*11257*	40	6	23	—	29	2	9	—	11	27,5
variegata .	*11258*	33	4	22	1	27	1	5	—	6	18
dunkelgrün .	*11259*	13	1	1	8	10	—	—	3	3	25
Zusammen		91				71				20	22

Von den Nachkommen der Pflanze 1017 waren also, ganz unabhängig von der Laubfarbe, 22 % *sordidae* und der Rest normal. Bei allen vier Versuchen war eine Anzahl dieser normalaussehenden Pflanzen, zusammen 33, zur Selbstbestäubung gesäckt worden. Die Nachkommenschaft ist in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3.

Fortsetzung von Versuch	Nr. des Versuchs	Gesamtzahl	davon *sordidae*	%
11256	*12252*	18	—	—
	12253	29	—	—
	12254	21	—	—
11257	*12257*	26	—	—
	12259	39	—	—
	12260	43	—	—
	12262	36	—	—
11258	*12267*	25	—	—
	*12268*b	27	—	—
	12272	39	—	—
11259	*12275*	20	—	—
	12276	23	—	—
	12279	33	—	—
zusammen 13 Vers.		379	—	—

Fortsetzung von Versuch	Nr. des Versuchs	Gesamtzahl	davon *sordidae*	%
11257	*12255*	28	8	29
	12256	27	8	29
	12258	25	4	16
	12361	60	12	20
	12263	26	4	15
	12264	16	4	25
	12265	17	3	18
11258	*12266*	20	3	15
	*12268*a	10	1	10
	12269	30	5	17
	12270	18	3	17
	12271	41	7	17
11259	*12273*	22	3	14
	12274	51	13	25
	12277	26	5	19
	12278	27	6	22
	12280	91	25	27
	12281	21	5	23
	12282	61	10	16
	12283	33	8	24
zusammen 20 Vers.		651	137	21

Es waren also von den 33 untersuchten, normal aussehenden Pflanzen der 2. Generation 20, d. h. 61 %, Heterozygoten, statt 66,6 %, wie zu erwarten war.

Zählt man die Nachkommenschaft dieser 20 Heterozygoten zusammen, so sind es 651 Pflanzen; davon waren 137, also 21 %, *sordidae* (statt 25 %), der Rest war normal.

Der Versuch 12256 wurde 1914 fortgesetzt. Wie aus Tab. 3 ersichtlich, hatte er unter 27 Individuen 8 *sordidae* gegeben. Nach der Laubfarbe waren es gewesen:

	davon normal	sordidae
7 *chlorinae* (hellgrün)	4	3
14 *variegatae* (hell und dunkelgrün)	12	2
6 *typicae* (dunkelgrün)	3	3.

11 Pflanzen waren zur Selbstbestäubung gesäckt worden, 2 *chlorinae*, 3 *variegatae* und 6 *typicae*, teils normale Individuen (3), teils *sordidae* (8). Das Resultat der Aussaat bringt Tab. 4.

Tabelle 4.

Nr. des Versuchs	Aussehen der Stammpflanze	Gesamtzahl	normal				*sordida*				
			chlor.	*var.*	*typ.*	zusammen	*chlor.*	*var.*	*typ.*	zusammen	%
14107	normal *typica*	27	—	6	15	21	—	—	6	6	22
14109	„ „	43	—	—	34	34	—	—	9	9	21
14115	„ „	47	—	13	23	36	—	6	5	11	23
14106	*sordida* „	31	—	—	—	—	—	8	23	31	100
14110	„ „	26	—	—	—	—	—	10	16	26	100
14112	„ „	31	—	—	—	—	—	7	24	31	100
14105	„ *varieg.*	49	—	—	—	—	21[1])	28	—	49	100
14111	„ „	35	—	—	—	—	8	27	—	35	100
14113	„ „	20	—	—	—	—	—	20	—	20	100
14108	„ *chlorin.*	24	—	—	—	—	24	—	—	24	100
14114	„ „	38	—	—	—	—	38	—	—	38	100

Die drei Pflanzen mit normaler Belaubung haben sich demnach als Heterozygoten herausgestellt; sie weisen zusammen unter

1) Bei diesem einen Versuch war die Abgrenzung der *chlorina* von der *variegata* wohl nicht sorgfältig genug vorgenommen worden.

ihren 117 großgezogenen Nachkommen 26 *sordidae*, also etwa 22 % auf. Die 8 *sordidae* haben alle wieder ausschließlich ihresgleichen hervorgebracht, zusammen 254 Pflanzen, wobei das *sordida*-Merkmal z. T. wieder mit verschiedener Farbe des Laubes kombiniert auftrat.

Versuchsreihe III.

Hier stelle ich einige Versuche zusammen, aus denen die Konstanz isolierter *sordidae* hervorgeht. Es handelt sich dabei teils um *variegatae*, teils um dunkelgrüne Pflanzen.

Tabelle 5.

sordidae typicae				*sordidae variegatae*			
Nr. des Versuchs	Gesamtzahl	Aussehen	davon *varieg.*	Nr. des Versuchs	Gesamtzahl	Aussehen	davon *typic.*
12293	13	*sord.*	2	*12284*	11	*sord.*	—
12294	13	„	5	*12285*	30	„	1
12298	15	„	4	*12286*	32	„	—
12299	7	„	2	*12287*	32	„	—
12300	11	„	3	*12288*	20	„	1
12301	17	„	4	*12289*	37	„	—
12302	26	„	4	Zusammen	162	*sord.*	2
12304	26	„	3				
12306	18	„	2				
12307	17	„	3				
12309	14	„	1				
Zusammen	177	*sord.*	33				
12303	6	„	—				
12305	12	„	—				
12308	8	„	—				
Zusammen	26	*sord.*	—				

Versuchsreihe IV.

Obwohl durch das regelmäßige Spalten der Nachkommenschaft heterozygotischer Individuen eigentlich schon sichergestellt ist, daß die Sordago sowohl durch die männlichen als durch die weiblichen Keimzellen vererbt wird, habe ich 1912 doch noch besondere Versuche angestellt, bei denen dieselbe *sordida*-Pflanze einmal die Eizellen und einmal den Pollen lieferte. Es war eine typisch

grüne Pflanze (2745), deren Konstanz hinsichtlich der Sordago bekannt war, die aber in der Laubfarbe eine Heterozygote *(typica + variegata)* war.

A. Im einen Fall wurde sie mit dem Pollen einer konstant normalen, dunkelgrün aussehenden Pflanze (2760) bestäubt, die ebenfalls eine Heterozygote *typica + variegata* war. (Nach Selbstbestäubung hatte sie 1912 z. B. unter 70 normalen Sämlingen 48 dunkelgrüne und 22 hellgrüne *(variegata* und *chlorina)* gegeben.)

Die 20 großgezogenen Bastarde der Kombination *sordida* ♀ + normal ♂ hatten alle normale Blätter, 17 waren typisch grün, 2 *variegata* und 1 *chlorina.* Hellgrüne Nachkommen waren zu erwarten, da ja beide Eltern hinsichtlich der Laubfarbe heterozygotisch waren. Von drei typisch grünen Bastarden wurde nach Selbstbestäubung die Nachkommenschaft aufgezogen. Das Ergebnis bringt Tab. 6.

Tabelle 6.

Nr. des Versuches	Gesamtzahl	normal				*sordida*				
		chlor.	*var.*	*typ.*	zusammen	*chlor.*	*var.*	*typ.*	zusammen	%
14098	48	6	3	26	35	1	4	8	13	27
14099	44	—	—	32	32	—	—	12	12	27
14100	61	—	10	41	51	—	4	6	10	16
Zusammen	153				118				35	23

Die zweite Generation der drei Bastarde bestand also zu 27, 27 und 16 % aus *sordidae*, zusammen aus 23 %. 2 Bastarde waren hinsichtlich der Laubfarbe heterozygotisch, ihre Nachkommenschaft zeigt deshalb das Sordago-Merkmal sowohl wieder mit der typisch grünen Farbe als mit dem *variegata-* und *chlorina*-Merkmal kombiniert.

B. Im zweiten Falle wurde eine normal aussehende, typisch grüne Pflanze (2755) verwendet, die aber, wie der Erfolg der Selbstbestäubung lehrte, sowohl hinsichtlich der Laubfarbe als der normalen Beschaffenheit der Blätter heterozygotisch war[1]). Sie

1) Unter 11 Nachkommen war freilich nur eine *sordida* gewesen und zwei *variegatae*.

wurde mit dem Pollen derselben *sordida* (2745) bestäubt, die zum Versuch A verwendet worden war. Von den 14 großgezogenen Bastarden waren 7 normal und 7 *sordidae*, lag doch die Rückkreuzung einer Heterozygote (2755) mit der rezessiven Sippe vor. Von den normalen Pflanzen war eine, von den *sordidae* waren zwei *variegatae*, der Rest typisch grün.

Wieder wurde von drei normal aussehenden, typisch grünen Bastarden nach Selbstbestäubung die Nachkommenschaft aufgezogen. Tabelle 7 bringt das Ergebnis.

Tabelle 7.

Nr. des Versuches	Gesamtzahl	normal				sordida				
		chlor.	*var.*	*typ.*	zusammen	*chlor.*	*var.*	*typ.*	zusammen	%
14101	45	—	10	25	35	—	1	9	10	22
14102	45	—	—	34	24	—	—	11	11	24
14103 *14104*	104	—	—	80	80	—	—	24	24	23
Zusammen	194				149				45	23

Die 3 Bastarde gaben also 22, 24 und 23% *sordidae*, zusammen 23%. Der eine war hinsichtlich der Laubfarbe heterozygotisch, er zeigte sowohl unter den *variegatae* wie den typisch grünen Nachkommen *sordidae*.

Das in den 4 Versuchsreihen angeführte Beweismaterial wird genügen, um zu zeigen:

1. daß das Sordago-Merkmal im strengsten Sinne erblich ist;

2. daß die Vererbung den Mendelschen Gesetzen folgt,

3. daß das Sordago-Merkmal durch eine einzige Anlage (ein Gen) bedingt ist;

4. daß es dem normalen Zustand gegenüber rezessiv ist.

Die Versuche, das *sordida*-Merkmal mit dem *albomaculata*-Merkmal zu verbinden, schlugen, wohl nur zufällig, alle fehl. Unter den 11 Bastarden, die ich durch Bestäuben einer *albomaculata*-Pflanze (3158) mit dem Pollen einer *sordida* (3084) erhalten

hatte, war kein einziger weißgesprenkelt; auch die umgekehrte Bestäubung (*sordida* 3084 mit dem Pollen von *albomaculata* 3158) lieferte nur (5) grüne Pflanzen. Letzteres war nach dem Verhalten der *albomaculata*[1]) von vornherein nicht anders zu erwarten.

Die Verbindung der *Mirabilis Jalapa sordida* mit der normalen *M. longiflora* gelang unschwer und lieferte normale Bastarde; die 2. Generation ist noch nicht aufgezogen, ich zweifle nicht, daß sie Spaltung zeigen wird.

Höhe und Gewicht der *sordidae.*

Es ist schon hervorgehoben worden (S. 586), daß die *sordida*-Pflanzen merklich niedriger und wesentlich leichter sind, als die normalen Individuen der gleichen Abkunft. Auch hierfür seien einige Belege in Tabellenform angeführt[2]).

Die Versuche selbst, die das Material lieferten, sind uns schon in den vorhergehenden Tabellen begegnet. Bei jedem Versuch und jeder Pflanzenklasse sind (soweit möglich) drei Werte für Höhe und Gewicht gegeben, der Wert für die schwächste (Mi.) und stärkste Pflanze (Ma.) und, fettgedruckt, das arithmetische Mittel (Me.) aus den Einzelwerten für alle zu dem Versuch, resp. zu der Pflanzenklasse gehörigen Individuen. (Maxima und Minima in Höhe und Gewicht fielen durchaus nicht immer auf die gleichen Pflanzen). Vorausgestellt ist bei jeder Pflanzenklasse die Zahl der

1) Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. indukt. Abstam. und Vererbungslehre. Bd. II, S. 331 u. f. (1909). Eine Berechtigung der Kritik, die Lundegård (Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen, Pringsh. Jahrb. Bd. 48, S. 301 u. f. 1910) an dieser Arbeit geübt hat, kann ich, auch nach dem Ausfall weiterer Experimente, nicht anerkennen.

2) Die Messungen und Wägungen wurden im September an einjährigen Pflanzen vorgenommen, wenn in unserem Klima die Entwicklung für das Jahr zum Stillstand gekommen war. Gemessen wurde bei den einen Versuchen an den im Boden stehenden Pflanzen der Abstand von der Erdoberfläche bis zu den Hüllkelchspitzen in der Mitte des Busches, bei den andern an den abgeschnittenen, senkrecht herabhängenden Pflanzen der Abstand zwischen dem Anfang der Rübe und den Hüllkelchspitzen. Bei stärker ungleichseitig entwickelten Büschen wurde ein Mittelwert genommen. Der Natur der Sache nach sind die Maße ziemlich ungenau; es wurde deshalb in den letzten Jahren weniger gemessen als gewogen. Dabei wurden die dicht über den Rüben abgeschnittenen Pflanzen mit der untersten Gabelung an einer Federwage aufgehängt, die direkt je 10 g abzulesen erlaubte; eine Schätzung von Grammen war möglich. Die Wage wurde von Zeit zu Zeit mit Gewichten auf ihre Genauigkeit geprüft und bis zuletzt stets gut brauchbar gefunden.

Individuen, aus der der Mittelwert berechnet wurde. Die letzte Kolonne zeigt das mittlere Gewicht der *sordidae*, wenn das mittlere Gewicht der zum selben Versuch gehörigen Pflanzen der gleichen Laubfarbe zu 100 angenommen wird.

Die Tab. 9 (S. 609) ist aus Versuchen zusammengestellt, deren Pflanzen sich alle unter möglichst gleichen Bedingungen entwickelt haben, so daß die Werte der einzelnen Versuche untereinander gut vergleichbar sind, was für Tab. 8 (S. 608) nicht zutrifft, wo nur die Werte jedes einzelnen Versuches für sich verglichen werden dürfen.

Beide Tabellen lehren, daß *sordida*-Pflanzen im Durchschnitt wesentlich niedriger sind als normale der gleichen Abkunft und der gleichen Laubfarbe — meist sind sie wenig mehr als halb so hoch —, und daß sie im Durchschnitt sehr viel weniger wiegen. Im Maximum ist der Mittelwert der *sordidae* etwa $^1/_3$ des Mittelwertes der normalen Pflanzen, und er geht bis auf $^1/_{10}$ herab. Das tritt auch hervor, wenn man die Minima und vor allem die Maxima für *sordidae* und normale Pflanzen desselben Versuches vergleicht.

Vergleicht man normale dunkelgrüne Pflanzen einerseits und *chlorinae* oder *variegatae* der gleichen Herkunft andererseits, so sind die letzteren durchschnittlich etwas niedriger[1]) und etwas leichter. Bei den *sordidae* fand ich eigentümlicherweise das Verhältnis meist umgekehrt, wenigstens was das Gewicht angeht: die *variegatae sordidae* sind merklich schwerer als die dunkelgrünen *sordidae*. Die Unterschiede zwischen dunkelgrün und *chlorina* oder *variegata* verschwinden aber fast gegenüber den Unterschieden zwischen normalen und von der Sordago befallenen Pflanzen.

Es fragt sich nun, wie der auffallende Unterschied in der Größe und dem Gewicht zustande kommt. Das Nächstliegende ist natürlich, in der Erkrankung selbst die Ursache der Verzwergung zu suchen. Das teilweise Absterben der Palisaden muß von Einfluß auf die Ernährung sein, auch wenn durch das Wuchern der Sammelzellen usw. ein gewisser Ersatz zustande kommt. Es fragt sich nur, ob die so bedingte Unterernährung der kranken Pflanzen allein ausreicht, um den Unterschied zu erklären. Versuche darüber sind angefangen worden, aber noch nicht weit genug gediehen.

1) Vererbungsversuche mit blaß (gelb) grünen und buntblättrigen Sippen usw. S. 296.

Tabelle 8.

Nr. des Versuchs	Laubfarbe	Höhe in cm								Gewicht in g								
		Zahl	normal			Zahl	*sordida*			Zahl	normal			Zahl	*sordida*			Me. normal = 100
			Mi.	Me.	Ma.		Mi.	Me.	Ma.		Mi.	Me.	Ma.		Mi.	Me.	Ma.	
12269	*typ.*	—	—	—	—	—	—	—	—	24	*60*	**191**	*370*	5	*25*	**55**	*70*	**29**
12281	*typ.*	—	—	—	—	—	—	—	—	17	*80*	**217**	*380*	5	*30*	**45**	*70*	**21**
12333	*typ.*	26	*28*	**38**	*42*	4	*22*	**24**	*28*	26	*60*	**192**	*310*	4	*20*	**33**	*45*	**17**
12255	*var.*	—	—	—	—	—	—	—	—	20	*50*	**283**	*400*	8	*55*	**89**	*130*	**32**
12310	*var.*	33	*29*	**44**	*55*	12	*18*	**29**	*39*	33	*70*	**364**	*770*	12	*18*	**75**	*140*	**21**
12314	*var.*	33	*32*	**41**	*50*	10	*22*	**26**	*29*	33	*45*	**311**	*690*	10	*50*	**72**	*100*	**23**
12322	*var.*	—	—	—	—	—	—	—	—	45	*20*	**265**	*550*	11	*50*	**85**	*150*	**32**
12326	*var.*	—	*27*	**38**	*50*	—	*18*	**25**	*32*	39	*90*	**267**	*770*	14	*40*	**81**	*140*	**30**
12282	*typ.*	—	—	—	—	—	—	—	—	39	*60*	**314**	*590*	10	*40*	**88**	*140*	**28**
	chlor.	—	—	—	—	—	—	—	—	12	*80*	**250**	*430*	—	—	—	—	—
12334	*typ.*	25	*31*	**38**	*46*	8	*19*	**23**	*26*	25	*110*	**280**	*630*	8	*40*	**58**	*90*	**21**
	var.	14	*31*	**36**	*42*	3	*19*	**23**	*27*	14	*120*	**221**	*410*	3	*35*	**65**	*110*	**29**
12335	*typ.*	23	*28*	**40**	*49*	5	*22*	**25**	*27*	23	*120*	**243**	*530*	5	*25*	**45**	*60*	**19**
	var.	5	*33*	**35**	*42*	2	*21*	**22**	*23*	5	*120*	**236**	*410*	2	*25*	**28**	*30*	**12**
14115	*typ.*	23	*41*	**51**	*64*	5	*26*	**30**	*33*	23	*95*	**230**	*350*	5	*24*	**42**	*50*	**18**
	var. u. chlor.	14	*32*	**44**	*51*	5	*24*	**29**	*32*	14	*100*	**180**	*290*	5	*40*	**59**	*75*	**33**

Tabelle 9.

Nr. des Versuchs	Laubfarbe	Höhe in cm								Gewicht in g								Me. normal = 100
		Zahl	normal			Zahl	*sordida*			Zahl	normal			Zahl	*sordida*			
			Mi.	Me.	Ma.		Mi.	Me.	Ma.		Mi.	Me.	Ma.		Mi.	Me.	Ma.	
14098	*typ.*	26	*12*	**43**	*55*	8	*19*	**24**	*31*	26	*9*	**165**	*300*	8	*10*	**27**	*50*	**16**
	var. u. *chlor.*	9	*31*	**40**	*48*	5	*17*	**21**	*25*	9	*115*	**156**	*235*	5	*19*	**37**	*55*	**24**
14099	*typ.*	32	*34*	**46**	*58*	11	*12*	**24**	*30*	32	*50*	**167**	*405*	11	*4*	**25**	*48*	**15**
14100	*typ.*	41	*33*	**47**	*67*	6	*20*	**23**	*26*	41	*55*	**177**	*290*	6	*8*	**22**	*40*	**12**
	var. u. *chlor.*	10	*22*	**37**	*46*	4	*21*	**25**	*32*	9	*60*	**145**	*235*	4	*35*	**48**	*65*	**33**
14101	*typ.*	25	*44*	**54**	*65*	9	*25*	**29**	*35*	25	*80*	**224**	*365*	9	*20*	**39**	*55*	**17**
	var.	10	*45*	**49**	*52*	1	—	**24**	—	10	*110*	**182**	*315*	1	—	**15**	—	**8**
14102	*typ.*	34	*26*	**48**	*63*	10	*19*	**27**	*34*	34	*11*	**143**	*360*	9	*8*	**18**	*42*	**13**
[1] *14103*	*typ.*	69	*18*	**40**	*52*	16	*14*	**22**	*29*	69	*6*	**182**	*345*	16	*4*	**23**	*40*	**13**
[1] *14104*	*typ.*	16	*14*	**46**	*60*	4	*20*	**24**	*29*	16	*8*	**161**	*385*	4	*15*	**25**	*45*	**16**
Zusammen	*typ.*	243	—	**45**	—	64	—	**25**	—	243	—	**175**	—	63	—	**25**	—	**14**
	var. u. *chlor.*	29	—	**42**	—	10	—	**23**	—	28	—	**161**	—	10	—	**39**	—	**24**

1) Von einer Pflanze.

Eine zweite Möglichkeit wäre, daß die Verzwergung der *sordidae* durch einen besonderen Hemmungsfaktor bedingt wird, ähnlich den Faktoren, die bei den Sippen *humilis* und *nana* — zu denen die meisten mit Sordago behafteten Linien gehören — den niedrigen resp. zwergigen Wuchs bedingen. Dieser Faktor müßte aber, im Gegensatz zu den eben genannten *humilis*- und *nana*-Faktoren, mit dem Sordago-Faktor fest verkoppelt sein.

An und für sich genügt die eine und die andere Annahme den Tatsachen: es kann aber kaum einem Zweifel unterliegen, daß die erste die innere Wahrscheinlichkeit für sich hat, wonach der Zwergwuchs also eine direkte Folgeerscheinung der Krankheit ist.

Ergebnisse.

Die Sordago scheint mir in verschiedener Hinsicht von Interesse zu sein.

Zunächst einmal das Krankheitsbild selbst: Die Lokalisation der eigentlichen Erkrankung auf die Palisaden, und hier wieder auf einzelne Flecken der Palisadenschicht, die Abtötung und das Zerdrücktwerden der einen, das Anschwellen der anderen Zellen, schließlich das Absterben und Zusammensinken des ganzen Fleckes mit der darüber liegenden Epidermis, und der teilweise Ersatz durch auswuchernde, tieferliegende Zellen: all das sind Züge, die in ihrer Gesamtheit bei keiner andern mir bekannten Pflanzenkrankheit wiederkehren.

Dann die Art, wie das einzelne Individuum die Krankheit erwirbt. Sie kann nicht direkt von einer Generation auf die folgende durch das Plasma übertragen werden, etwa wie die *albomaculata*-Eigenschaft, und sie kann auch nicht ansteckend (infektiös) sein. Beides ist schon dadurch ausgeschlossen, daß die Sordago genau nach den Mendelschen Gesetzen vererbt wird. Es muß also für ihr Auftreten eine bestimmte Anlage, ein Gen, verantwortlich sein[1]).

Eine weitere Möglichkeit wäre, daß es sich nur um die Vererbung einer scharf ausgesprochenen Disposition zur Erwerbung der Krankheit handelte, und daß diese selbst jedesmal wieder neu, von jedem dazu disponierten Sämling, erworben werden müßte,

1) Dabei kann an dieser Stelle unentschieden bleiben, ob die Sordago durch die Anwesenheit oder durch das Fehlen einer Anlage bedingt ist.

durch eine Infektion mit einem Krankheitserreger. Eine solche Annahme ist aber außerordentlich unwahrscheinlich. Würde die Infektion von außen erfolgen, so müßte der Krankheitserreger bei uns überall im Boden vorhanden sein, obwohl es sich um den Befall einer in Zentralamerika beheimateten Pflanze handelt. Denn die Sordago trat in Leipzig und Münster i. W. auf jedem Boden auf, in den die Sämlinge gesetzt wurden. Auch wäre es sehr wunderbar, daß die Infektion stets, bei den hunderten von Nachkommen von *sordida*-Pflanzen, die ich aufgezogen habe, eingetreten wäre, und mit ganz geringen Schwankungen in dem Grade der Erkrankung. Eher ließe sich denken, daß es sich um einen Erreger handelte, der dem Samen regelmäßig mitgegeben würde, etwa so wie das *Bacterium foliicola* nach Miehe bei *Ardisia crispata* oder das *Mycobacterium Rubiacearum* nach von Faber bei *Pavetta*. Dann müßte dieser Erreger aber stets, bei kranken und bei gesunden Pflanzen, vorhanden sein; denn nur dann wäre die Vererbung der Krankheit auch durch den Pollen bei der Befruchtung, ihre Latenz während der ersten Generation und ihr Wiederauftreten in der zweiten Generation möglich. Bei den verschiedensten Sippen müßte er dann bei Selbstbestäubung von Generation zu Generation weitergegeben werden, ohne je aktiv zu werden, um sich, sobald durch eine fremde Keimzelle die Disposition vererbt worden ist, bemerkbar zu machen und die Sordago hervorzurufen. Wahrscheinlich ist das alles gewiß nicht[1]; dazu kommt noch, daß sich ein solcher Erreger niemals finden ließ, weder an frischem noch an fixiertem Material, obwohl genau nach ihm gesucht wurde. Er müßte also submikroskopische Größe haben. Wir dürfen deshalb ruhig annehmen, daß die Krankheit als solche, nicht eine Disposition dazu, durch eine Anlage vererbt wird.

Wer von vornherein den Begriff „Krankheit" auf die Fälle beschränkt, bei denen man entweder äußere Einflüsse oder Infektionen als Ursache feststellen kann, und einen Fall von Varietätenbildung sieht, sobald für eine Krankheit echte Vererbung

---

1) Mir ist wenigstens kein Fall bekannt, wo ein derartiger Organismus regelmäßig von Generation zu Generation weitergegeben würde, ohne irgend eine Einwirkung zu zeigen, wie es bei den stets gesunden Sippen der Fall sein müßte, und ebensowenig ein Fall, bei dem der übertragene Organismus eine so weitgehende Schädigung des beherbergenden Organismus gerade in den vegetativen Teilen bedingen würde, wie sie die *sordida*-Pflanzen zeigen.

durch eine Anlage nachgewiesen ist, ohne Rücksicht auf die anderen Merkmale der Erkrankung, wird auch die Sordago nicht als Krankheit anerkennen. Eine solche Beschränkung des Begriffes schließt natürlich eine Diskussion von vornherein aus.

Pflanzenkrankheiten von so ausgesprochenem Charakter, wie die Sordago eine ist, nicht durch äußere Einflüsse hervorgerufen, nicht infektiöser Natur und auch nicht direkt übertragbar, sondern erblich im engeren Sinne des Wortes und den Mendelschen Gesetzen folgend, sind bis jetzt freilich wohl kaum bekannt. Eine *chlorina-*, *variegata-* oder *albomarginata*-Sippe ist so wenig wirklich „krank", wie etwa eine *nana*-Sippe oder die mancherlei Monstrositäten, die „mendeln". Zurzeit müssen wir uns zum Menschen wenden[1], wenn wir etwas Ähnliches finden wollen (Stoffwechselkrankheiten, etwa Polyurie oder Diabetes, manche Nervenkrankheiten usw.); ich glaube aber, daß sich auch im Pflanzenreich noch mancher ähnliche Fall wird finden lassen.

Schließlich hat die Sordago-Krankheit noch ein theoretisches Interesse dadurch, daß ihre Vererbungsweise in besonders drastischer Weise den Wert einer Hypothese zeigt, die in der modernen Vererbungslehre eine große Rolle spielt, der sogenannten Presence- und Absence-Theorie[2]. Es bleibt sich dabei völlig gleich, ob die Krankheit als solche vererbt wird, oder nur die Disposition für sie (was, wie wir sahen, sehr unwahrscheinlich ist).

Nach der genannten Hypothese ist von den zwei Eigenschaften, die ein mendelndes Merkmalspaar bilden, die eine durch die Anwesenheit einer bestimmten Anlage, eines „Genes", für das betreffende Merkmal bedingt, die andere durch das Fehlen dieser Anlage. Bei dem durch Mendel selbst klassisch gewordenen Paare: gelbe Kotyledonen — grüne Kotyledonen der Erbsen, wäre beim einen Elter die gelbe Farbe durch die Anwesenheit einer Anlage bedingt, die, kurz gesagt, aus Grün Gelb macht, die grüne Farbe beim andern Elter durch das Fehlen dieser Anlage, infolgedessen eben das Grün unverändert zum Vorschein kommt. Dann ist es auch ohne weiteres klar, daß der Bastard

1) Eine Zusammenstellung z. B. bei Plate, Vererbungslehre, S. 304 u. f. 1913).

2) Ich habe darauf schon in dem Referat für die Sitzungsberichte der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte hingewiesen.

zwischen einer „grünen“ und „gelben“ Erbsensippe gelbe Kotyledonen hat: die von der einen Keimzelle übertragene, wirklich vorhandene Anlage für Gelb macht sich dem Grün gegenüber eben geltend. „Grün“ bekommt er von beiden Eltern, „Gelb“ noch dazu von dem einen. Das Merkmal, für das eine Anlage, ein Gen, vorhanden ist, muß (mehr oder weniger) dominieren resp. prävalieren: umgekehrt schließt dann die Presence- und Absence-Hypothese aus dem Dominieren oder Prävalieren des einen Merkmals eines Paares, daß für dieses Merkmal eine Anlage vorhanden ist.

Nichts ist natürlich leichter, als diese Anschauung auch auf den vorliegenden Fall anzuwenden und zu sagen, daß die Krankheit durch das Fehlen einer Anlage zustande komme, deren Anwesenheit den normalen Zustand der Blätter bedinge. Es ist damit ja nur der Sachverhalt anders ausgedrückt. Es fragt sich aber, ob die Annahme hier überhaupt — nicht bloß auf dem Papier — möglich, oder doch nur etwas wahrscheinlich sei. Bei einiger Überlegung wird man das nicht zugeben können.

Stehen wir auf dem Boden der Deszendenzlehre — und diesen Standpunkt wird man im allgemeinen zugeben — so müssen wir doch annehmen, daß der phylogenetische Fortschritt darauf beruht, daß zu den vorhandenen Anlagen (Genen) neue hinzukommen, oder daß die vorhandenen Anlagen abgeändert werden. Halten wir uns an den ersten Fall, dem gegenüber der zweite für unsere Betrachtung nichts Neues bietet. Aus einer Sippe mit den Anlagen n[1]) + A + B + C + D entsteht eine neue, jüngere, phylogenetisch höher stehende dadurch, daß eine neue Anlage E dazu kommt, daraus eine noch höher stehende Sippe durch das Hinzutreten einer Anlage F usw. Aus Sippe I: n + A + B + C + D wird Sippe II: n + A + B + C + D + E, daraus Sippe III: n + A + B + C + D + E + F usw.

Wirkt nun eine der vorhandenen Anlagen nicht mehr, so sinkt damit die Sippe in dem fraglichen Punkte, auf den sich die Anlage bezieht, z. B. in der Blütenfarbe, auf eine frühere phylogenetische Stufe herab. Dafür bleibt es sich gleich, ob die Anlage nur inaktiv (latent) wird oder, wie es die Presence- und Absence-Hypothese annimmt, einfach ganz wegfällt. Aus der Anlagengarnitur n + A + B + C + D + E + F ist dann z. B. die Anlagen-

1) n bedeutet hier und im folgenden natürlich eine ungenannte, gleichbleibende Zahl Anlagen.

garnitur n + A + B + D + E + f (Gen F inaktiv) oder n + A + B + C + D + E (Gen F weggefallen) geworden. Das heißt nichts anderes, als daß die Sippe IV dann, in dem bestimmten Punkt, z. B. der Blütenfarbe, wieder so aussieht wie Sippe II, also so, wie sie früher einmal ausgesehen haben muß.

In manchen Fällen — z. B. bei dem schon genannten Merkmalspaar: grüne Kotyledonen — gelbe Kotyledonen der Erbsen — paßt nun die Presence- und Absence-Hypothese zu dem, was die Deszendenzlehre verlangt, ausgezeichnet. Denn Grün — dem die Anlage für Gelb fehlen soll — ist sicher phylogenetisch (und ontogenetisch noch heutzutage) die Vorstufe des Gelb.

Andere Fälle, und besonders auffallend die Sordago, stimmen dagegen gar nicht. Wendet man die Presence- und Absence-Hypothese hier an, so muß man daraus, daß der normale Zustand dominiert, schließen, daß der *sordida*-Zustand durch das Fehlen einer Anlage bedingt sei. Die Sordago müßte also, was den Bau des Blattes anbetrifft, einen phylogenetisch älteren Zustand darstellen, einen Zustand, den die *Mirabilis Jalapa* auf ihrem phylogenetischen Werdegang einmal durchlaufen hätte. Der gesunde Zustand verdeckte heutzutage diesen krankhaften. Nun ist die Sordago eine so ausgesprochen pathologische Erscheinung, daß die befallenen *sordidae*-Pflanzen eben noch existenzfähig sind. Niemand wird schon deshalb in ihnen phylogenetische Vorstufen der heutigen, normalen *Mirabilis Jalapa*-Sippen sehen wollen, und damit ist eben gesagt, daß die Presence- und Absence-Theorie in unserem Falle völlig versagt.

Das tut sie überhaupt in all den Fällen, in denen das rezessive Merkmal so beschaffen ist, daß sein Träger nicht als phylogenetische Vorstufe des Sippe aufgefaßt werden kann, die das dominierende (oder prävalierende) Merkmal entfaltet zeigt[1]). Nur sind diese Fälle selten so einfach, eindeutig und schlagend, wie der, den uns die sordagokranken *Mirabilis* liefern.

So viel ich sehe, lassen sich gegen diese Argumentation, für unseren speziellen Fall und überhaupt, nur zwei Einwendungen machen, die wenigstens diskutierbar sind. Einmal könnte man

1) Ich habe schon früher auf solche Fälle aufmerksam gemacht (einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen usw. Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. 41, S. 458 u. f. (1905).

denken, daß die Reihenfolge, in der die neuen Anlagen zu den alten hinzukommen, beim Wegfallen oder Inaktivwerden von Einfluß wäre. Um bei dem oben verwendeten Schema zu bleiben, wäre es von Bedeutung, ob aus der Garnitur der Sippe III: n + A + B + C + D + E + F F wegfiele oder C oder A: im ersteren Falle entstünde die phylogenetische Vorstufe, im anderen etwas Abnormes. Man beachte aber, daß bei ein- und derselben Sippe eine ganze Reihe von Anlagen für Blüten- und Laubfärbung, für den Wuchs usw. inaktiv werden oder wegfallen können, bald einzeln diese oder jene, bald zu mehreren oder vielen, ohne daß etwas Anomales entstünde, während doch eine Anlage die letztentstandene (F), eine die nächstältere (E) usw. sein muß. Daraus kann man schließen, daß die Reihenfolge des Entstehens der Anlagen keine Rolle beim Erfolg des Schwindens spielen kann.

Man könnte ferner annehmen, es handle sich bei der Sordago nicht um eine einzelne Anlage, sondern um einen Komplex seinerzeit zusammen aufgetretener, verkoppelter Anlagen, von denen eine, aus ihrem Verbande herausgelöst, eben durch ihr Fehlen den Sordago-Zustand bedinge, der von den übrigen Anlagen, ohne diese eine, hervorgerufen würde, während zur Hervorbringung des normalen Zustandes des Blattes alle Anlagen im Verband vorhanden sein müßten. Die phylogenetische Vorstufe würde nur dann wieder zum Vorschein kommen, wenn alle Anlagen auf einmal wegfallen oder inaktiv würden, wie sie auf einmal aufgetreten wären. Eine solche Annahme steht aber vollkommen in der Luft: ich kenne wenigstens keinen Fall, wo von verkoppelten Anlagen der Wegfall einer Anlage einen krankhaften Zustand hervorrufen würde.

Sordago und ähnliche Merkmale müßen durch besondere Anlagen hervorgerufen werden, die neu, als progressive Mutationen aufgetreten sind. Solche Sippen, die ihrer Beschaffenheit nach einen blind endigenden, kurzen Ast am Stammbaum bilden, von dem aus es nicht weiter geht, können den normalen gegenüber dominieren (z. B. die Calycanthemie bei *Campanula Medium*) oder rezessiv sein (eben die Sordago, manche Krankheiten des Menschen). Auf die einen paßt die Presence- und Absence-Hypothese, auf die andern nicht. Will man an der Deszendenzlehre festhalten, so gibt es also Fälle, die der Presence- und Absence-Hypothese direkt widersprechen: will man an der Presence- und Absence-Hypothese festhalten, so mag man die Deszendenzlehre ruhig ganz

aufgeben. Im übrigen lassen sich auch andere experimentelle Ergebnisse gegen die genannte Hypothese anführen, worauf ich zurückzukommen vorhabe.

Berlin-Dahlem,

Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie

im November 1914.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1 und 2. Sordagokranke Blätter von *Mirabilis Jalapa*, Naturgröße. Photogr. Dr. Lenz.

Fig. 3. Querschnitt durch ein sordagokrankes Blatt. O = Ober-, U = Unterseite. Bei S die zusammengefallenen Palisaden. Zeiß Syst. D, Ok. 4. Photogr. Dr. Windel.

Fig. 4. Ähnlicher Querschnitt, O = Ober-, U = Unterseite. Von x bis x' hat Wuchergewebe aus der Sammelzellschicht die abgestorbenen Palisaden (und die Epidermis verdrängt. Darüber abgestorbene Palisaden zwischen normalen, an der Grenze bei x eine sehr stark angeschwollene Zelle, etwa ähnlich der in Fig. 3 B im Text abgebildeten. Zeiß Syst. D, Ok. 4. Photogr. Dr. Windel.

Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung.

Von

O. Renner.

Mit Tafel IX und 4 Textfiguren.

I. Theoretisches zur Energetik der Wasserversorgung.

Die im folgenden mitgeteilten Überlegungen betrachten die Energetik der Wasserbewegung von dem rein physikalischen Standpunkt der Kohäsionstheorie aus. Solche ins einzelne gehende Deduktionen, wie sie andere Autoren schon früher angestellt haben, scheinen mir jetzt um so eher erlaubt, als ich der Überzeugung bin, daß die Richtigkeit des Kerns der Kohäsionshypothese unwiderleglich und ausreichend bewiesen ist. In der dritten Auflage von Josts Vorlesungen, deren jeweilige Stellungnahme zu den aktuellen Fragen im allgemeinen als autoritativ angesehen wird, sind die Schlüsse, die ich aus meinen Experimenten ziehe, in der Hauptsache nicht abgelehnt. Jost schreibt aber (S. 95): „Wenn man nachweisen könnte, daß solche Saugkräfte (von mehreren Atmosphären) im intakten Baum existierten, ohne daß die Blätter welk sind, und wenn diese Kräfte dauernd erhalten blieben, dann würde das stark für die Kohäsionstheorie sprechen. Einstweilen fehlt es an solchen positiven Beweisen für diese Theorie.“ Dem gegenüber weise ich darauf hin, daß ich über Unterdrucke von 5 Atmosphären im Holz bewurzelter Sträucher, und zwar in regnerischer Jahreszeit, berichtet habe[1]). In trockener Zeit sind die Saugkräfte, wie das zeitweilige Welken zeigt, jedenfalls noch höher, sie bleiben also in wechselnder Größe solange erhalten, als die Pflanze sie eben nötig hat. Wie

1) 1912 b, S. 578.

mächtig die von den Blättern ausgehenden Saugkräfte werden können, das zeigt besonders schlagend das Auftreten von „Hitzerissen“ am lebenden, nicht vertrocknenden Baum[1]).

Man wird sich später einmal darüber wundern, daß die Erscheinung des Welkens bewurzelter Pflanzen mit all ihren Eigentümlichkeiten: Fortdauer starken Wasserverlustes ohne Vertrocknen, Möglichkeit augenblicklicher Wiederherstellung des Turgors bei genügender Wasserzufuhr, nicht als eindeutiger, ausreichender Beweis für die Richtigkeit der Kohäsionshypothese anerkannt worden ist, nachdem sie einmal als solcher erkannt war[2]). Die erschlafften Parenchymzellen müssen eine Saugkraft von mehreren Atmosphären entfalten. Die Gefäße in der Blattspreite müssen mindestens teilweise wassergefüllt sein, wenn das Blatt bei starker Transpiration stundenlang welk bleibt statt zu vertrocknen. In Berührung mit den erschlafften Parenchymzellen muß das Wasser in den Gefäßen negativ gespannt sein. Dieses Gefäßwasser muß, um in den gespannten Zustand zu geraten und sich darin zu erhalten, in Zusammenhang mit Wassersäulen stehen, die ununterbrochen bis in die Wurzel reichen. Das sind Selbstverständlichkeiten, die aus der Betrachtung der physikalischen Gleichgewichte mit unausweichlicher Notwendigkeit sich ergeben, die aber im folgenden einmal ausführlicher erörtert werden müssen, weil die Literatur sie vorläufig noch nicht als Selbstverständlichkeiten anerkennt.

Was an dem Gebäude der Kohäsionstheorie noch fehlt, ist allein der anatomische Nachweis der zusammenhängenden Wassersäulen. Nun wird von niemand bestritten, daß tätige Leitbahnen neben Wasser auch Gasblasen enthalten, und zwischen den luftführenden Elementen das Netz der ganz mit Wasser gefüllten Gefäße zu verfolgen, ist natürlich sehr schwer. Der Mangel dieses unmittelbaren Nachweises hat aber kein Gewicht neben der regelmäßig zu wiederholenden Beobachtung von Leistungen, die ohne Kohäsionswirkung im Wasser unmöglich sind[3]). Über die Kohäsion des Wassers in Pflanzenzellen wird unten und demnächst ausführlicher an anderer Stelle berichtet werden.

Die Erscheinungen des Blutungsdrucks sind zweifellos in ihrem Endergebnis für die Wasserversorgung hochbedeutsame Vorgänge[4]).

1) Renner 1914 a, S. 552; daselbst Literatur.

2) Renner 1912 b, S. 576.

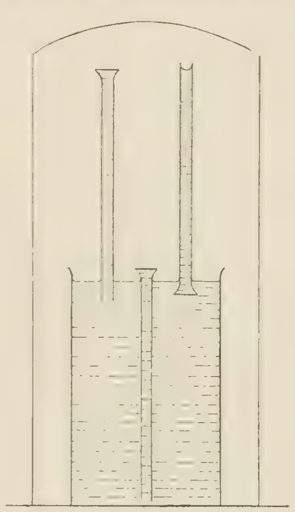
3) Renner 1911, 1912 b, 1912 c.

4) Vergl. Renner 1914 a, z. B. S. 554.

Die beim Bluten wirksamen Energiepotentiale dürften aber, mit der Saugwirkung der Blätter verglichen, bescheidene Größe haben. Das komplizierende Eingreifen des Blutungsdruckes ist deshalb im folgenden nirgends berücksichtigt, trotzdem es, soweit es sich um Wurzeldruck handelt, sehr leicht in Rechnung zu stellen wäre.

1. Osmotischer Druck, hydrostatischer Druck, Dampfdruck.

Eine mit einer osmotisch wirksamen Lösung gefüllte, oben offene, unten mit einer semipermeablen Membran verschlossene Röhre tauche aufrecht stehend mit dem unteren Ende in ein Gefäß mit reinem Wasser (Textfig. 1, rechts). Das Ganze befinde sich in einem luftdicht abgeschlossenen Raum, in dem überall die gleiche, konstante Temperatur herrscht. Dann steigt die Lösung in der Röhre so weit, bis der hydrostatische Druck am Grund der Säule gleich dem osmotischen Druck der Lösung ist; genau genommen ist die Höhe der Flüssigkeitsäule von dem spezifischen Gewicht des Lösungsmittels, nicht der Lösung, abhängig[1]), weil die Konzentration der Lösung nicht auf der ganzen Länge der Säule gleich ist. Die Verhältnisse der Dampfspannung in der eingeschlossenen Atmosphäre liegen, wenn sich Gleichgewicht eingestellt hat, so: über der Wasserfläche am Grunde der Röhre herrscht der Sättigungsdruck des Wasserdampfes bei der gegebenen Temperatur, mit der Entfernung von der Wasserfläche nimmt der Teildruck des Dampfes ebenso ab wie der Gesamtdruck der Atmosphäre, und in der Höhe der freien Oberfläche der aufgestiegenen Lösung muß der Dampfdruck in der Atmosphäre gleich dem der Lösung sein. Man kann also sagen, die osmotisch wirksame Lösung steigt so hoch, bis ihr Dampfdruck mit dem der umgebenden Atmosphäre übereinstimmt.


Fig. 1.

Neben der Röhre mit der Lösung haben wir nun eine zweite, die mit dem unteren offenen Ende in das Wasser taucht und oben mit einer fein porösen, für Wasser, aber nicht für Gase durch-

1) Literatur bei Renner 1912 a, S. 493.

lässigen Membran abgeschlossen ist. Genügende Tiefe des Wasserbeckens angenommen, halten wir die Röhre erst bis zu der Membran ins Wasser eingetaucht (Fig. 1, Mitte). Dann ziehen wir die Röhre heraus (Fig. 1. links). Falls die Kohäsion des Wassers und die Festigkeit der Membran ausreichen, können wir die Membran so weit von der Wasserfläche entfernen, wie wir wollen. der Dampfdruck in der Membran muß doch bei jeder Länge der Röhre mit dem in der umgebenden Atmosphäre im Gleichgewicht sein; wenn nicht. könnten wir ja ein perpetuum mobile zweiter Art konstruieren. Mit der Entfernung von der Wasserfläche nimmt natürlich nicht bloß der Dampfdruck, sondern auch der hydrostatische Druck in der Wassersäule ab. Die Erniedrigung des hydrostatischen Drucks ist die Ursache der Verminderung des Dampfdrucks.

Geben wir nun der oben geschlossenen Röhre mit Wasser dieselbe Länge wie die Steighöhe der Lösung in der oben offenen Röhre beträgt (wie in der Figur), so ist der Dampfdruck in der wassergetränkten Membran gleich dem der Lösung, weil beide gleich der Dampftension in der umgebenden Atmosphäre sind.

Der osmotische Druck der Lösung sei 10 Atm., dann ist die Steighöhe $10 \cdot 10.33 = 103,3$ m; wir setzen ja den osmotischen Druck gleich dem hydrostatischen Druck einer Säule, die wir aus reinem Wasser bestehend uns denken. In der ebenso langen Wassersäule, die an der wassergetränkten Membran hängt, statt wie die Lösung auf der semipermeablen Membran zu stehen, muß der hydrostatische Druck vom Grund, d. h. von der Wasserfläche, bis zur Membran ebenfalls um 10 Atm. abnehmen, entsprechend dem Gewicht der aufgehängten Säule. Am Grund ist der Druck $+1$ Atm., über der Membran beträgt er also -9 Atm. Allgemein entspricht in unserem Schema einem osmotischen Druck von P Atm. in einer Lösung, ein negativer Druck von (P—1) Atm. in reinem Wasser, und die Dampftension einer Lösung vom osmotischen Druck P Atm. ist gleich der Dampfspannung reinen Wassers, das einen negativen Druck von (P — 1) Atm. besitzt. Einem osmotischen Druck von 1 Atm. z. B. entspricht reines Wasser, in dem der Barometerdruck durch Hebung auf 10 m eben aufgehoben, der hydrostatische Druck Null ist. Bei hohen Werten sind osmotischer Druck und negativer Druck, die beide gleiche Dampfdruckerniedrigung hervorbringen, praktisch gleich.

Wird auf die Membran, unter der ein negativer Druck von 9 Atm. herrscht, ein Tropfen Wasser aufgesetzt, der unter Barometer-

druck steht, so wird das Wasser mit derselben Kraft von 10 Atm. eingesogen, wie wenn reines Wasser durch Vermittlung einer semipermeablen Membran mit einer Lösung in Berührung kommt, die einen osmotischen Druck von 10 Atm. entwickelt.

Wie in der Röhre mit reinem Wasser, so nimmt auch in der Steigröhre mit Lösung der Dampfdruck von oben nach unten zu. Oben ist die Dampfspannung gegenüber dem Sättigungsdruck des Wassers vermindert, unten, an der semipermeablen Membran, ist die Lösung im Gleichgewicht mit reinem Wasser, hat also denselben Dampfdruck. Die Erhöhung der Dampftension wird natürlich durch die Zunahme des hydrostatischen Drucks verursacht. Eine Lösung vom osmotischen Druck P, die unter einem hydrostatischen Druck von der gleichen Größe P steht, hat also dieselbe Dampfspannung wie das reine, unter Barometerdruck stehende Lösungsmittel, keine niedrigere; die Wirkung der osmotischen Konzentration ist durch den hydrostatischen Druck aufgehoben[1]. Auch an jeder anderen Stelle in der Steigröhre unter der Oberfläche ist der Dampfdruck höher als dem osmotischen Druck der Lösung entspricht. Wenn P der osmotische Druck ist, T der hydrostatische Druck an der entsprechenden Stelle, so entspricht die Dampftension einem osmotischen Druck von der Höhe (P—T).

Die zuletzt betrachteten Beziehungen interessieren uns nur in ihrer Anwendung auf die lebende Zelle. Eine Zelle vom osmotischen Druck P liege in reinem Wasser, dann herrscht Gleichgewicht, wenn die Dampfspannungen sich ausgeglichen haben. In der Vakuole ist durch gelöste Körper der Dampfdruck zunächst erniedrigt, aber durch den Turgordruck T, den die gespannte Zellwand auf den Inhalt ausübt und der gleich P ist, ist er wieder zur Dampftension des reinen Wassers erhöht. Ebenso ist die Dampfspannung des Wassers in der Zellhaut gleich der des umgebenden Wassers, weil die Membran vollkommen gequollen, gesättigt ist.

Wird die Zelle in nicht dampfgesättigte Luft gebracht, so verliert sie so lange Wasser, bis der Dampfdruck in der Membran dem in der Luft gleich geworden ist. Mit der Zellhaut setzt sich der Zellinhalt ins Gleichgewicht. Der osmotische Druck des Zellsafts soll durch Regulation auf der Höhe von P Atm. konstant erhalten werden. Der Turgordruck ist durch den Wasserverlust von T auf

1) Bei Tammann finde ich den Satz: „Der osmotische Gleichgewichtsdruck macht die Dampfspannung der Lösung gleich der Dampfspannung des Lösungsmittels" (S. 179).

T_1 Atm. vermindert. die Dampfspannung des ganzen Systems muß also einem osmotischen Druck von $(P-T_1)$ Atm. entsprechen. Reinem Wasser gegenüber entwickelt die Zelle jetzt eine Saugkraft von $(P-T_1)$ Atm.

Jede maximal turgeszente Zelle besitzt also den Dampfdruck reinen Wassers, gleichgültig wie hoch der osmotische Druck des Zellsaftes ist, und erst bei vollkommenem Verlust der Turgeszenz sinkt die Dampftension der Zelle auf die Größe, die dem osmotischen Druck des Zellsaftes entspricht [1]).

Die quantitative Wirkung des osmotischen Drucks auf die Dampfspannung berechnet sich nach der Formel [2])

$$\ln \frac{p}{p_1} = \frac{P \cdot M}{1000 \cdot s \cdot R \cdot T} \text{ oder ungenauer } p - p_1 = \frac{P \cdot M \cdot p}{1000 \cdot s \cdot R \cdot T}.$$

Dabei bedeutet p den Sättigungsdruck des Wassers: p_1 den Dampfdruck der Lösung: P den osmotischen Druck der Lösung in Atmosphären; M das Molekulargewicht des Lösungsmittels, also 18: s das spezifische Gewicht des Lösungsmittels, also 1: R die Gaskonstante in Literatmosphären. also 0,0821; T die absolute Temperatur. Bei $T = 293^0$ $(t = 20^0)$ ist $p = 17{,}54$ mm Hg. Für $P = 100$ Atm. berechnet sich dann (nach der ersten Formel) p_1 zu 16,28 mm Hg. Der Dampfdruck ist also bei einem osmotischen Druck von 100 Atm., und somit auch bei einem negativen Druck von 99 Atm., um 7,2 % erniedrigt [3]).

1) Dixon hat diese Beziehung in der Hauptsache richtig, doch noch nicht ganz exakt dargestellt (Progr. S. 7).

2) Nernst, S. 136.

3) Reinganum berechnet, daß im Askenasyschen Versuch das Quecksilber auf 105 m steigen würde. wenn die verdunstende Gipsplatte bei 17° in Luft von 90 % Dampfsättigung sich befände. Das heißt, ein negativer Druck von 138 Atm. (1423 m Wasser) erniedrigt die Dampfspannung des Wassers bei 17° um 10 %. — Nathansohn (S. 157) hat aus den 105 m Quecksilber 150 m Wasser gemacht. — Hulett (S. 461) findet im Askenasyschen Versuch die Geschwindigkeit des Quecksilberaufstiegs bei einer Höhe der Quecksilbersäule zwischen 565 und 589 mm zu 1,56, von 857 bis 878 mm zu 1,40, von 838—857 mm sogar zu 1,26. Der Quecksilberaufstieg zeigt die Größe der Verdunstung des Wassers von der porösen Platte an, aber die Verringerung der Verdunstung mit zunehmender Höhe der Quecksilbersäule ist viel zu bedeutend, als daß sie auf Erniedrigung des Dampfdrucks infolge der negativen Spannung des Wassers zurückzuführen sein könnte, wie Hulett meint. Wahrscheinlich weicht das Wasser in den groben Poren des Gipses ziemlich weit von der Oberfläche zurück, wenn das Quecksilber höher steigt. Der Dampfdruck braucht dann nicht vermindert zu sein, aber die Diffusion des Dampfes durch die engen Röhren ist verlangsamt.

In einer Parenchymzelle, deren Zellsaft einen osmotischen Druck von 100 Atm. entwickelt, tritt diese Verminderung der Dampfspannung erst bei vollständiger Aufhebung des Turgors ein.

2. Wasserverschiebung in Parenchym.

Pfeffer hat die energetischen Verhältnisse bei der osmotischen Saugung in Parenchymzellen in einer Weise klargelegt (1892, 1897), daß man meinen sollte, die von ihm gewonnene und mitgeteilte Erkenntnis hätte unverlierbarer Besitz der Physiologie bleiben müssen. In Wirklichkeit ist aber seine exakte Fassung in der ganzen neueren Literatur durch unscharfe, wenn nicht unrichtige Darstellungen ersetzt worden. Die von mir bisher geübte, der Polemik sich enthaltende Verfechtung der Pfefferschen Einsicht hat nicht den gewünschten Erfolg gehabt, es ist deshalb nötig, den springenden Punkt in aller Schärfe hervorzuheben. (Ganz kurz ist das schon an anderer Stelle geschehen[1]).

Pfeffer schreibt[2]): „Natürlich kommt für die Wasseranziehung nur die Senkung des Turgors unter den Gleichgewichtszustand, nicht aber die absolute Höhe der Turgorkraft in Betracht. Jedoch ist es selbstverständlich, daß mit fortschreitendem Wasserverlust in einem Gewebe die Zellen mit geringerer osmotischer Energie bereits kollabieren, während die Zellen mit höherer Energie noch straff erscheinen.“

In den neueren Darstellungen ist überall darauf Gewicht gelegt, daß durch Wasserverlust in der Zelle der osmotische Druck steigt. Jost[3]) spricht von Wasserbewegungen, „die durch Störung des osmotischen Gleichgewichts zustande kommen und so lange dauern müssen, als Konzentrationsunterschiede zwischen den einzelnen Zellen bestehen.“ Nathansohn sagt z. B. S. 53: „Ist ursprünglich der osmotische Druck überall gleich, so wird er zunächst bei den verdunstenden Zellen eine gewisse Erhöhung erfahren. Dadurch werden diese in die Lage versetzt werden, den unter ihnen liegenden Wasser zu entziehen.“ Ganz ähnlich drückt sich Livingston[4]) aus. Bei Pringsheim steht neben allerhand

1) Renner, 1914 a, S. 550.

2) Physiologie I., S. 195. Ganz ähnlich 1892, S. 259.

3) Vorlesungen. 1. Aufl. S. 58; 3. Aufl. S. 67.

4) 1903, S. 96; ob er auch später noch (1913, S. 174) unter increase in osmotic forces dasselbe versteht, ist nicht ganz klar.

einwandfreien Sätzen z. B. der Passus (S. 107): „Solange eine osmotische Potentialdifferenz benachbarter Zellen besteht, wird bis zum Ausgleich der Konzentrationen ein Wasserstrom in umgekehrter Richtung unterhalten.“ Hier wie in dem Zitat aus Jost müßte nur das Wort Konzentration durch Sättigung ersetzt werden, dann wäre nichts zu beanstanden. Bei Hannig beruht die ganze Fragestellung, die ihn bei dem Vergleich der osmotischen Drucke in Wurzel und Blatt leitet, auf der unzutreffenden Annahme, Unterschiede im osmotischen Druck der Zellen könnten zu einer Wasserverschiebung führen.

Die Steigerung des osmotischen Druckes, die bei Turgorverminderung sich einstellt, ist neben der Turgorsenkung ganz unwesentlich und keineswegs die Ursache dafür, daß die Zelle ihren Nachbarzellen gegenüber saugfähig wird. Oben (S. 621) ist der Einfachheit wegen angenommen, daß der osmotische Druck trotz dem Wasserverlust konstant bleibt. Sehen wir jetzt von dieser Vereinfachung ab, so ändert sich doch sehr wenig. Der osmotische Druck der turgeszenten Zelle sei 10 Atm., die Volumverminderung der Zelle bei vollständigem Erschlaffen betrage 10 %, dann erhöht sich infolge der Konzentration des Zellsaftes der osmotische Druck auf etwa 11 Atm. Ebensogroß ist die Saugkraft der gewelkten Zelle. Durch das Welken ist also der osmotische Druck um 1 Atm. gestiegen, von 10 auf 11, die Saugkraft aber um 11 Atm., von 0 auf 11.

Zwei aneinanderstoßende Zellen dürfen so verschiedene osmotische Drucke haben wie sie wollen: so lange das Plasma für die Stoffe des Zellsafts impermeabel ist und so lange die Zellen wassergesättigt sind, findet kein Wasseraustausch statt[1]). Wird das Plasma permeabel, so wandert Zellsaft von der Zelle mit höherem osmotischem Druck zu der mit niedrigerem, bis zum Ausgleich der Konzentrationen: die Wasserverschiebung erfolgt in diesem Fall in umgekehrter Richtung, als die oben genannten Autoren durch Konzentrationsunterschiede zustande kommen lassen wollen. Wird aber bei impermeablem Plasma von den beiden Zellen die mit niedrigerem osmotischem Druck welk, so entzieht sie der anderen Zelle Wasser, trotzdem diese höheren osmotischen Druck hat.

Die Dehnung der Zellwand unter der Wirkung des Turgor-

1) Pfeffer 1892, S. 259. Das sagt auch Pringsheim ausdrücklich (S. 107).

drucks ist eine Funktion der Dehnbarkeit; danach hängt auch die Turgorsenkung, außer vom osmotischen Druck und vom Wasserverlust, von den elastischen Eigenschaften der Zellhaut ab. Bei vollkommen starrer Wandung ist keine Turgorsenkung möglich. Je dehnbarer die Wand ist, desto mehr Wasser muß die Zelle verlieren, um eine Turgorsenkung oder Saugkraft von einer bestimmten Größe zu erreichen. Oder wenn wir das Sättigungsdefizit[1]) definieren als die — etwa in Prozenten ausgedrückte — Differenz zwischen dem bei voller Turgeszenz möglichen und dem jeweils gegebenen Wassergehalt, so bedeutet ein Sättigungsdefizit von gewisser Größe je nach der Dehnbarkeit der Zellwand eine verschieden große Turgorsenkung. Zellen mit verschieden dehnbaren Wänden kommen bei verschiedenem Wasserverlust ins Gleichgewicht, und Gewebe, deren Membranen sehr nachgiebig sind, eignen sich deshalb besonders dazu, für andere Gewebe Wasser zu speichern und es im Notfall an diese Gewebe abzugeben.

In Parenchymen läuft demnach der Wasserstrom gegen das Gefälle der Turgorsenkung[2]), und soll in einer Richtung ein Wasserstrom unterhalten werden, so muß ein Gefälle der Turgorsenkung in umkehrter Richtung hergestellt sein. Von einer 5-gliedrigen Zellreihe nehme allein die untere Wand der untersten Zelle Wasser auf, die Außenwand der obersten Zelle soll allein transpirieren. Der Wasserverlust soll so groß sein, daß der Filtrationsstrom zur Überwindung einer Zelle eine Druckdifferenz von 0,2 Atm. erfordert. Zunächst schöpft die aufnehmende Zelle aus reinem Wasser; dann ist in dieser ersten Zelle die Turgorsenkung 0,2 Atm., in jeder folgenden um ebenso viel mehr, also 0,4, 0,6, 0,8, in der 5. Zelle 1 Atm.

Schöpft nun die unterste Zelle aus einer Lösung, die einen osmotischen Druck von sagen wir 2 Atm. besitzt, so muß in dieser Zelle der Turgor mindestens um so viel mehr gesenkt sein, also die Turgorsenkung im ganzen 2,2 Atm. betragen, und in der 5. Zelle beträgt sie 3 Atm. Jetzt wäre aber die unterste Zelle erst im statischen Gleichgewicht mit der Lösung. Um der Lösung dauernd Wasser zu entziehen, muß der Turgor noch weiter erniedrigt werden, und zwar um so weiter, je rascher die Wasser-

1) Renner, 1911, S. 241.

2) Nicht gegen das Gefälle des Sättigungsdefizits, wie ich 1914 a, S. 550 versehentlich geschrieben habe.

aufnahme vor sich geht. An der Oberfläche der aufnehmenden Zelle wird jedenfalls die Konzentration der umspülenden Lösung erhöht, weil der Lösung Wasser entzogen wird und nicht augenblicklich durch Diffusion der Verlust sich ersetzt. Die Wasseraufnahme einer Wurzel z. B., die aus einer Salzlösung schöpft, verlangt in der Wurzel eine um so höhere Saugkraft, je stärker die Transpiration ist. Experimentelle Belege, die vor dieser theoretischen Einsicht gewonnen wurden, habe ich seit längerer Zeit in Händen.

Hohe Saugkraft von Parenchymen verträgt sich sehr gut mit scheinbar unverminderter Turgeszenz[1]). Bei einem osmotischen Druck von 20 Atm., wie er in Blättern ganz gewöhnlich ist, wird eine Turgorsenkung von 5 oder 10 Atm. sich äußerlich noch gar nicht bemerkbar machen. Denn daß ein Turgordruck von 10 Atm. vollkommen ausreicht, die Parenchyme zu straffen, zeigen die Pflanzen, die keine höheren osmotischen Drucke haben. Die hohe osmotische Energie, die wir in den allermeisten Pflanzen finden, scheint demnach viel weniger den mechanischen Bedürfnissen als der Wasserversorgung zu dienen.

3. Gefäßwasser in Berührung mit Parenchym.

Dixon schreibt (Progr., S. 60, und ähnlich S. 52): „Die osmotischen Kräfte werden im allgemeinen für die Hebung des Wassers nicht herangezogen, sondern der durch Verdunstung aus den Wänden entstehende Zug wird quer durch den Zellraum fortgepflanzt. Dieser Zug besteht im Lösungsmittel, während der osmotische Druck durch die gelösten Substanzen ausgeübt wird . . . . Wenn der Zug größer wird als der osmotische Druck, verliert die Zelle ihren Turgor . . . Solange die Blätter turgeszent sind, muß der osmotische Druck der Zellen so groß oder größer als die Spannung im Gefäßwasser sein; ist er größer, so wird der Drucküberschuß von der gespannten Wand aufgenommen.“ Diese Stelle hat Hannig (S. 194, 203) zu der Ansicht verleitet, man müsse experimentell entscheiden, ob die

---

1) Darauf ist hinzuweisen gegenüber Bemerkungen, die Pfeffer (1892, S. 260) macht: „Es möge nochmals betont werden, daß, sofern die transpirierenden Blätter in hohen Bäumen sich dem maximalen Sättigungszustand zu nähern vermögen, als Betriebsmittel hohe Imbibitionskräfte ausgeschlossen sind“ und „doch macht es den Eindruck, als ob bei reichlicher Wasserversorgung der Wurzeln und bei mäßiger Transpiration die am Gipfel hoher Bäume befindlichen Blätter nur wenig von dem maximalen Turgeszenzzustand abweichen.“

Imbibitionsenergie der Membranen oder die osmotische Energie des Zellsaftes die Hubkraft bei der Wasserbewegung liefere. Aber Pfeffer hat schon 1892 (S. 258) die einzig mögliche Entscheidung, die keiner experimentellen Prüfung bedarf, getroffen und wiederholt in seiner Physiologie[1]): „In der Pflanze setzen sich die wasseranziehenden Wirkungen von Zellsaft und Zellwand unter allen Umständen ins Gleichgewicht." Das heißt für unsere Frage, daß die osmotische Energie des Zellsaftes genau so wirksam ist wie die Imbibitionsenergie der Zellwand. In noch näherer Beziehung zu dem in der Überschrift des Abschnitts genannten Gegenstand sagt Pfeffer an einer anderen Stelle[2]): „Mit dieser Energie (nämlich der Energiegröße, die der Senkung des Turgors entspricht) wirken die umgebenden Zellen gegen das wasserleitende Xylem". Wie groß die Energie der Turgorsenkung ist, wissen wir; es bleibt zu untersuchen, in welchem Zustand das Gefäßwasser, das immer im Gleichgewicht mit dem umgebenden Parenchym ist, sich je nach der Turgeszenz des Parenchyms befindet.

Dixon spricht immer wieder davon, daß der Turgor einer Zelle nur aufgehoben werde, wenn auf die Zelle eine der osmotischen Energie des Zellsafts überlegene wasseranziehende Kraft wirke; z. B. ein negativer Druck im Gefäßwasser, der höher ist als der osmotische Druck in der Parenchymzelle. In Wirklichkeit vermindert sich der volle Turgor der Zelle, sobald der Druck des Gefäßwassers unter den Barometerdruck sinkt; und wenn der negative Druck in den Gefäßen gleich dem osmotischen Druck im Parenchym (annähernd, s. unten) wird, ist der Turgor im Parenchym vollständig vernichtet; das alles gilt auch für einen Zustand, in dem Transpiration fehlt.

Die Unterscheidung zwischen Lösungsmittel und gelösten Stoffen, wie sie Dixon einführt, läßt sicht rechtfertigen, erleichtert aber die Anschauung kaum. Es kommt einfach auf die Dampfspannung an. Nach der Erniedrigung des Dampfdrucks bemißt sich das Wasseranziehungsvermögen der imbibierten Zellwand, des Zellsafts und des Gefäßwassers, und im Zellsaft wird, wenn wir vom normalen, d. h. turgeszenten Zustand der Zelle ausgehen, die Dampftension erst erniedrigt durch Senkung des Turgors. Dabei ist es gleichgültig, ob die Erniedrigung des Turgors erfolgt, weil

---

1) Bd. I, S. 144.

2) Physiologie, Bd. I, S. 195. Ähnlich 1892, S. 260.

der Zelle überhaupt kein Wasser mehr zugeführt wird, wie einer einzelligen Alge auf einer Baumrinde, oder weil die Wasseraufnahme einer Parenchymzelle infolge negativer Spannung des Gefäßwassers erschwert ist. Bei der Alge wird man zunächst nicht von negativer Spannung des Wassers im Zellsaft reden, und bei der Parenchymzelle gewinnt man mit dieser Fiktion auch nichts.

Man kann allerdings, wie Hulett im Anschluß an Noyes tut (S. 362), sich vorstellen, daß das Wasser durch Auflösung osmotisch wirksamer Stoffe in Zugspannung versetzt wird. Dann beruht die Erniedrigung der Dampfspannung auch bei einer Lösung auf dem negativen Druck, unter den das Wasser gerät, und es wird doppelt leicht verständlich, daß durch positiven hydrostatischen Druck, dem die Lösung ausgesetzt wird, die Dampfspannung wieder erhöht wird. Diese Hypothese scheint mir aber, wenigstens auf den ersten Blick, mit der Tammannschen Theorie vom Binnendruck[1]) im Widerspruch zu stehen, derzufolge der Binnendruck im Lösungsmittel umgekehrt durch gelöste Stoffe erhöht wird, und die sich weitreichender Anerkennung erfreut[2]). Jedenfalls ist die Hypothese von Noyes und Hulett für die Betrachtung der lebenden Zelle überflüssig, und dasselbe gilt von dem erwähnten Gedanken Dixons, der sich an die genannte Hypothese anschließen ließe.

Der osmotische Druck einer Parenchymzelle sei 20 Atm., dann ist im Zustand höchster Wasserfülle die Turgorspannung eben so hoch, und im Gefäßwasser herrscht der Barometerdruck; dieser Zustand wird z. B. erreicht, wenn wir ein abgetrenntes Blatt in Wasser legen. Sinkt nun der Turgordruck um 5 Atm., so muß, wenn Gleichgewicht herrscht, auch der hydrostatische Druck in den Gefäßen um 5 Atm. erniedrigt sein, also auf — 4 Atm. Gefäßwasser und Parenchymzelle üben nun dieselbe Saugkraft von 5 Atm. auf Wasser aus.

Allgemein sei der osmotische Druck des Zellsafts P, der Turgordruck T, der hydrostatische Druck des Gefäßwassers H, die Saugkraft des Systems S, dann ist

$$T - P = H - 1 \text{ oder } H = T - P + 1,$$
$$\text{und } S = P - T = 1 - H.$$

1) Tammann selber spricht kurz „über die Beziehungen des inneren Druckes zur Dampfspannung" (S. 179 u. f.).

2) Vgl. z. B. Nernst, S. 249, 418.

Bei vollständigem Welksein herrscht also in den Gefäßen eines Blattes, solange sie wassergefüllt sind, ein negativer Druck von (P—1) Atm.

4. Die bei der Wasserversorgung wirksamen Energiepotentiale.

Nathansohn (S. 55, 56) sagt sehr anschaulich, die Pflanze begebe sich in das Potentialgefälle zwischen dem Wasser der Erdoberfläche und dem ungesättigten Dampfe der Luft und nütze es für die Wasserhebung aus. Natürlich kann nicht eine Dampfdruckdifferenz zwischen dem Wasser in den Wurzeln und dem in den Blättern die treibende Kraft für die Wasserverschiebung im Pflanzenkörper sein. Nehmen wir einmal den idealen Fall an, daß Boden, Pflanze und Atmosphäre genau dieselbe Temperatur haben, so könnte ein kontinuierliches Gefälle der Dampfspannung zwischen den Wurzeln und den Blättern zwar hergestellt werden, aber die Druckdifferenz zwischen Wurzel und Gipfel beliefe sich auf wenige Millimeter Quecksilber, während doch alle Widerstandsmessungen im Holz, Filtrationsströme von der erforderlichen Geschwindigkeit vorausgesetzt, nötige Druckdifferenzen von vielen Atmosphären ergaben.

Gewöhnlich sind aber die Temperaturverhältnisse gar nicht derart, daß ein stetiges Gefälle der Dampftension von unten nach oben vorhanden sein könnte. Hat z. B. der Boden einmal eine Temperatur von 10° C, die Luft 25° C und nur 60 % relative Feuchtigkeit, so beträgt der Dampfdruck im Boden 9,2 mm, in der Atmosphäre $0{,}6 \cdot 23{,}8 = 14{,}3$ mm Hg: das Dampfdruckgefälle läuft also von oben nach unten, und trotzdem wird die Pflanze ungestört fortfahren Wasser zu heben und an die Luft abzugeben. Wenn wir den Dampfdruck im Auge behalten, so besteht in der Pflanze ein Gefälle nicht der absoluten Größe der Dampfspannung, sondern des relativen Dampfdrucks, d. h. des Verhältnisses zwischen der wirklich vorhandenen Tension und dem bei der gegebenen Temperatur möglichen Sättigungsdruck. Es sei durch Welken am Gipfel die Dampfspannung um 7 % vermindert, entsprechend einer Saugkraft von 100 Atm., dann fällt der relative Dampfdruck vom Boden bis zum Gipfel von 100 % auf 93 %. Die absolute Dampftension kann dabei von unten nach oben abnehmen oder zunehmen, das Gefälle kann stetig oder unstetig sein, es kann sogar im Stamm seine Richtung ändern, je nach den Temperaturverhältnissen. Aber wie wir gesehen haben, gehen Veränderungen in der Dampftension Hand in Hand

mit Veränderungen des hydrostatischen Drucks. Was bei beliebigem Wechsel der Temperatur von unten nach oben stetig abnehmen kann, ist der hydrostatische Druck im Gefäßwasser, und die Differenz der hydrostatischen Drucke zwischen unten und oben ist nach Dixon die treibende Kraft bei der Wasserbewegung innerhalb der Pflanze.

Wenn Nathansohn (S. 60) schreibt: „Die treibende Kraft für die Bewegung bleibt die Spannungsdifferenz zwischen dem ungesättigten Wasserdampf der Luft und der Dampftension des Wassers in den Geweben", so meint er damit augenscheinlich nur die Entbindung von Wasserdampf aus den transpirierenden Flächen, die ja tatsächlich den Anstoß zum Transpirationsstrom gibt. Für die Bewegung des dampfförmigen Wassers kommt natürlich nur eine Dampfdruckdifferenz in Betracht. Unter der Wirkung von Dampfspannungsunterschieden hebt sich das Wasser als Dampf aus dem feuchten Erdboden in hohe Schichten der Atmosphäre. Nimmt das Wasser seinen Weg dabei zunächst, wenn es die Erde verläßt, durch Pflanzenkörper, so müssen viel bedeutendere Druckkräfte auftreten, weil es hier in flüssiger Form gehoben wird. Nach dem Austritt aus der Pflanze setzt das Wasser seinen Weg erst als Dampf fort.

Im statischen Gleichgewicht, wenn die Pflanze nicht transpiriert, hängt die Wassersäule ruhig an der die Oberfläche bildenden Membran, und die Abnahme des hydrostatischen Drucks von der Wurzel zum Gipfel entspricht allein der Höhe der Pflanze. Die Druckabnahme beträgt also bei einem 100 m hohen Baum nur 10 Atm., demnach der negative Druck in den Blattgefäßen 9 Atm. Transpiriert die Pflanze, so ist ein dynamisches Gleichgewicht hergestellt, wenn aus dem Boden ebensoviel Wasser in die Wurzel eintritt, als aus den Blättern entweicht. Die Druckdifferenz, die diesen Filtrationstrom treibt, muß um so größer sein, je größer die zu befördernden Wassermengen und je größer die Widerstände des Bodens und der Leitbahnen sind. Der hydrostatische Druck im Boden ist unveränderlich gleich 1 Atm., die erforderliche Druckdifferenz kann also nur durch Erniedrigung des hydrostatischen Drucks in den Blättern hergestellt werden. Um bei dem 100 m hohen Baum Transpiration von einer gewissen Größe zu decken, müsse der Filtrationstrom mit einem Druckunterschied von 50 Atm. getrieben werden; dann muß der Druck in den Gefäßen der Blätter auf — 59 Atm. sinken.

Betrachten wir für dasselbe Beispiel die Verhältnisse des Dampfdrucks, so finden wir im statischen Gleichgewicht die Dampf-

tension des Wassers im Blatt eines 100 m hohen Baumes noch nicht einmal um 1 % vermindert, entsprechend dem negativen Druck von 9 Atm. Die umgebende Luft muß also ebenfalls mehr als 99 % relative Feuchtigkeit haben, wenn weder Transpiration noch Kondensation erfolgen soll. Soll aber in dem Baum ein Transpirationsstrom unterhalten werden, der im Blatt eine negative Spannung von 59 Atm. und demgemäß eine Dampfdruckerniedrigung auf ungefähr 96 % des Sättigungsdrucks erfordert, so muß die relative Dampfspannung in der Luft noch unter 96 % sinken. Das Dampfdruckgefälle zwischen Blatt und Luft muß ebensoviel Wasser in Dampfform beseitigen, als das Gefälle des hydrostatischen Drucks zwischen Boden und Gipfel flüssiges Wasser durch den Pflanzenkörper treibt.

Wasser besitzt in einer nicht wasserdampfgesättigten Atmosphäre Arbeitsfähigkeit (freie Energie), weil es Dampf entwickelt, der bei seiner Ausdehnung Arbeit leisten kann. Diese Energie kann dazu benutzt werden, Wasser selber — in flüssiger oder in Dampfform — zu heben. Die Potentialdifferenzen zwischen Wasser von verschiedener Dampfspannung müssen denselben Energiewert haben, einerlei ob wir das flüssige Wasser oder den Wasserdampf betrachten. Wir vergleichen zur Veranschaulichung eine Differenz des hydrostatischen Drucks von 100 Atm. oder 76 000 mm Hg mit der zugehörigen Differenz der Dampfspannungen, die bei 20° 17,54 — 16,28 = 1,26 mm Hg beträgt (vgl. oben S. 622).

Um 1 g Wasser auf 1033 m zu heben, ist eine Arbeit von 1033 Metergramm oder 1033 : 427 cal. = 2,42 cal. nötig. Am anschaulichsten ist für unseren Fall die Vorstellung, daß eine Wassersäule von 1033 m Höhe und 1 qcm Querschnitt um 1 cm gehoben wird, wobei das obere Zentimeter oder Gramm während der Hebung für Transpiration verfügbar wird: so ist die Arbeit die gleiche wie bei der freien Hebung eines Gramms um 1033 m. Dieselbe Arbeit wird auch in einer niedrigeren Pflanze geleistet, wenn 1 g gegen einen Filtrationswiderstand von 100 Atm. befördert wird.

Bei der Verdunstung wird Dampf von höherer auf niederere Spannung gebracht, also ausgedehnt. Die Arbeit, die dabei geleistet werden kann (und ebenso die bei dem umgekehrten Vorgang, bei der Kompression, aufzuwendende Arbeit) ist für 1 Mol, also bei Wasser für 18 g:

$$1{,}985 \cdot T \cdot \ln \frac{p}{p_1} \text{ cal. (Nernst, S. 54),}$$

wobei T die absolute Temperatur, p den Anfangs- und p_1 den End-

druck des Dampfes bedeutet. Für $t = 20^0$ C, $p = 17{,}54$ mm, $p_1 = 16{,}28$ mm berechnet sich der Arbeitswert zu 2,42 cal. für $^1/_{18}$ Mol oder für 1 g.

Die beiden verglichenen Potentialdifferenzen stellen also tatsächlich den gleichen Energiewert dar. Im Grunde beruht ja die Berechnung des osmotischen Drucks aus der Dampfdruckerniedrigung auf nichts anderem als der nach thermodynamischen Prinzipien gemachten Annahme der Gleichheit der beiden Arbeitsgrößen. Die verschiedene Größe der auftretenden Kräfte, der Druckdifferenzen, hängt mit der verschiedenen Dichte des Wassers in den beiden Aggregatzuständen zusammen. Der Dampfdruckunterschied in unserem Beispiel ist 1,26 mm Hg; die Differenz der hydrostatischen Drucke ist 100 Atm. oder 76000 mm Hg; das Verhältnis zwischen beiden Differenzen ist 60300. 1 cbm Wasserdampf von 17,54 mm Hg Druck wiegt 17,3 g, 1 cbm von 16,28 mm Hg Druck wiegt 16 g; das Gewicht eines Kubikmeters von mittlerem Druck ist 16,65 g oder 0,01665 kg; 1 cbm Wasser wiegt 1000 kg; das Verhältnis zwischen beiden Gewichten ist 60100.

Wenn das Wasser als zusammenhängende Säule gehoben oder gegen einen hohen Reibungswiderstand bewegt wird, so daß es in Zugspannung gerät, geht an der Dampfspannkraft so viel Arbeitsfähigkeit verloren, als bei der Hebung und Filtration Arbeit geleistet wird. Im Fall eines statischen Gleichgewichts, etwa bei einer negativen Spannung des Wassers von 100 Atm. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 92,8 % (bei 20^0 C) ist das ganze Potential des Dampfdrucks verschwunden, in ein gleichwertiges hydrostatisches Potential umgewandelt. Das Wasser hat oben die Überlegenheit des Dampfdrucks gegenüber der nicht gesättigten Atmosphäre ganz eingebüßt und dafür potentielle Energie gewonnen, die für das oberste Gramm den Wert von 1033 Metergramm darstellt.

Für die Betrachtung eines dynamischen Gleichgewichts, wobei Verdunstung stattfindet, nehmen wir an, daß die Luftfeuchtigkeit 80 % beträgt. Bei 20^0 ist dann die Dampfdruckdifferenz zwischen Wasser und Luft $17{,}54 - 14{,}03 = 3{,}51$ mm Hg. Wenn das Wasser aus einer Schale oder von einer vollkommen turgeszenten Zelle verdunstet, wird diese ganze Dampfdruckdifferenz bei der Verdunstung wirksam. Muß aber das Wasser in einer Askenasyschen Röhre oder in einer Pflanze gegen einen Zug von 100 Atm. für die Verdunstung nachgeschoben werden, so wird ein Teil der Potentialdifferenz zwischen Wasser und Luft für die Schaffung

eines hydrostatischen Potentials verbraucht. Einem negativen Druck von 100 Atm. entspricht bei 20° eine Dampfdruckdifferenz von 17,54 — 16,28 = 1,26 mm Hg. Um ebensoviel wird die ursprüngliche Dampfdruckdifferenz vermindert, sie sinkt von 3,51 mm auf 16,28 — 14,03 = 2,25 mm Hg. Dieser Rest des Dampfspannungsunterschieds bleibt allein für Verdunstung verfügbar.

Allgemein wird von dem primären Potential, das in der Dampfdruckdifferenz zwischen Wasser und Atmosphäre gegeben ist, ein um so größerer Teil in eine dem flüssigen Wasser gegenüber wirksame Form gebracht, je größer der beim Wassernachschub zu überwindende Widerstand ist. Bei der Pflanze ist das Mittel zur Umformung des Potentials die quellbare Zellmembran, die wohl für Wasser, aber nicht für Wasserdampf (und Luft) durchlässig ist. Ein Ungleichgewicht zwischen den Dampfdrucken an der Oberfläche der Membran und in der Atmosphäre wird durch Entquellung der Membran so weit vermindert, bis ein dynamisches Gleichgewicht hergestellt ist. Dabei ist zunächst in der submaximal gequollenen Membran ein Potential der Quellungsenergie geschaffen. Mit der Membran setzt sich die Vakuole der lebenden Zelle ins Gleichgewicht, wobei ein osmotisches Potential entsteht. Mit der submaximal turgeszenten Parenchymzelle setzt sich das Gefäßwasser ins Gleichgewicht, wobei ein hydrostatisches Potential erzeugt wird. Die in der Pflanze in die Erscheinung tretende Zugkraft ändert bei den Umwandlungen des Potentials, vom Gefälle abgesehen, ihre Größe nicht, weil sie dauernd auf flüssiges Wasser zu wirken hat. Erst in der letzten Form wird das Potential auf weite Strecken hin wirksam, wie die Pflanze es nötig hat. Ein Potential der Imbibitionsenergie arbeitet im quellbaren Körper selber auf weite Strecken viel zu langsam, wegen der riesigen Widerstände für die Wasserbewegung. Ein osmotisches Potential im Parenchymgewebe ist schon leistungsfähiger, aber auch noch nicht leistungsfähig genug. Erst ein hydrostatisches Potential von derselben Größe wie das Imbibitions- und das osmotische Potential erzwingt in zusammenhängenden Wassersäulen gegen die Schwerkraft und gegen die Widerstände der seitlichen Reibung und der — nicht sehr zahlreichen — zu passierenden Wandungen eine Wasserverschiebung von der nötigen Geschwindigkeit.

Bei niedrigen Pflanzen ist der Aufwand von Arbeit bei der Beförderung des Wassers von der Wurzel zu den Blättern wahrscheinlich gering gegenüber der Arbeit, die bei der Aufnahme des Wassers aus dem Boden geleistet wird, und selbst bei hohen

Bäumen ist die Arbeit beim Wassererwerb sicher noch immer beträchtlich neben der Hebungsarbeit. Auch die Wasseraufnahme muß, wenn Wurzeldruck fehlt, durch die Saugung der Blätter bewirkt werden. Die Kohäsion des Wassers im leitenden Gewebekörper erlaubt, das durch die Imbibitionsenergie der transpirierenden Membranen geschaffene Potential mit verhältnismäßig geringem Verlust auf die Wurzel zu übertragen, die Wurzel arbeitsfähig zu machen.

Imbibition ist, wie schon Sachs erkannt hat, die treibende (genauer ziehende) Kraft bei der Wasserbewegung. Insofern bleibt seine Imbibitionstheorie noch heute bestehen. Daß die Pflanze das Imbibitions-Potential mit Hilfe der kohärenten Wasserfäden umzuformen und damit erst leistungsfähig zu machen vermag, diese Einsicht ist das Verdienst der Kohäsionshypothese. Es soll aber nicht vergessen werden, daß die Kohäsionstheorie nichts als eine umgeformte und damit leistungsfähigere Imbibitionstheorie ist. In der Dixonschen Darstellung der Kohäsionstheorie ist die Einschaltung des osmotischen Systems der Parenchymzelle zwischen transpirierender Membran und Gefäßwasser in ihrer Wirkung nicht ganz scharf erfaßt; die hier nötigen Korrekturen waren im Anschluß an Pfeffers Überlegungen auszuführen, und die sich hieraus ergebende Wichtigkeit des auch experimentell überall gefundenen Sättigungsdefizits in allen transpirierenden Geweben habe ich seit 1911 verfochten.

5. Der Energieumsatz bei Transpiration und Wasserhebung.

Dixon hat zu berechnen versucht (Progr. S. 60), welches der Energieverbrauch ist, wenn die Wasserhebung ebenso wie die Transpiration durch die Wärme der umgebenden Atmosphäre bestritten wird. Daß die Energiequelle für die bei der Verdunstung geleistete Arbeit die Wärme der Atmosphäre ist, bezweifelt ja niemand. Aber für die Wasserhebung nimmt nur die Kohäsionstheorie dieselbe Energiequelle in Anspruch, während die vitalistischen Theorien hierfür die Blutungskräfte der lebenden Zellen heranziehen.

Dixon meint, wenn Wasser gehoben werde, dann werde in der Verdunstung so viel Arbeit (Wärme) gespart, als die Hebung Arbeit erfordere. Wenn zur Hebung des Transpirationsstroms um 10 m im Baum 2 Atm. nötig sind, so macht das bei einem 100 m hohen Baum für 1 g Wasser 200 Metergramm oder weniger als

0,5 cal. Die Verdampfungswärme von 1 g Wasser ist 584 cal. Die Hebung erfordert ungefähr den tausendsten Teil der zur Verdunstung nötigen Energie, folglich soll bei der Hebung auf 100 m $^1/_{1000}$ weniger transpiriert werden, als wenn keine Hebung stattfindet. Bei höheren Widerständen wäre das Verhältnis ein etwas anderes, aber immer würde der gesamte Energieumsatz mit Hebung ebenso groß ausfallen wie ohne Hebung.

Diese Betrachtung ist gar zu summarisch und führt zu einem unrichtigen Ergebnis.

Für eine exakte Erörterung müssen wir zwei Fälle auseinanderhalten. 1. Ein Wärmezufluß aus der Atmosphäre in die Pflanze wird erzwungen nur durch das Dampfdruckpotential. Das geschieht im Dunkeln, wo die Pflanze sich unter die Temperatur der Luft abkühlt, vorausgesetzt, daß die Atmungswärme vernachlässigt werden darf. Wenn die Pflanze durch Änderung des eigenen Dampfdrucks das primäre Energiepotential zu verändern vermag, wird auch die thermische Potentialdifferenz zwischen Pflanze und Atmosphäre verändert. 2. Der Pflanze fließt aus der Atmosphäre dauernd strahlende Energie zu in einer Menge, mit der die Pflanze sich abfinden muß, ohne die Möglichkeit, durch eine Zustandsänderung dieses Energiepotential zu verändern. Das geschieht im Licht, vor allem im direkten Sonnenlicht.

Bei 20° und 80% Luftfeuchtigkeit wird im Dunkeln die Verdunstung beherrscht durch die Dampfdruckdifferenz[1]) $17{,}54 - 0{,}8 \cdot 17{,}54 = 17{,}54 - 14{,}03 = 3{,}51$ mm Hg. Wird nun das Wasser auf 1033 m gehoben oder stellt sich an der Oberfläche der Pflanze infolge schlechter Wasserversorgung ein negativer Druck von 100 Atm. her, so wird der Dampfdruck in den Interzellularen von 100% auf ungefähr 93% vermindert, von 17,54 auf 16,28 mm (vgl. oben S. 622). Die Transpiration ist jetzt beherrscht durch die Differenz $16{,}28 - 14{,}03 = 2{,}25$ mm. Statt 3,51 g werden also nur 2,25 g transpiriert, es werden somit 1,26 g (oder 36%) gespart. Dafür müssen aber die 2,25 g gegen einen Zug von 100 Atm. gehoben werden. Die bei der Hebung geleistete Arbeit ist $2{,}25 \cdot 1033 = 2324$ Meter-

1) Genauer durch ein von dieser Differenz und vom Bewegungszustand der Luft abhängiges Gefälle des Dampfdrucks. Wir müssen natürlich für die folgenden Betrachtungen den Bewegungszustand der Luft als konstant annehmen und können dann für Vergleichszwecke die Entfernung zwischen den Punkten größter und kleinster Spannung als konstant vernachlässigen, also das Gefälle ersetzen durch die Differenz. Vgl. dazu Renner, 1910.

gramm oder 5,47 Kalorien. Die bei der Transpiration eingesparte Arbeit beträgt aber 1,26 · 584 = 736 Kalorien. Der gesamte Energieverbrauch ist demnach bei hoher negativer Spannung geringer als bei voller Turgeszenz; zwischen der Energieersparnis bei der Transpiration und dem Energieaufwand bei der Hebung besteht keine Beziehung.

Die Berechnung ist noch nicht ganz genau, weil die Temperatur des transpirierenden Blattes nicht berücksichtigt ist. Der Wärmezustrom aus der Atmosphäre, der die Verdunstung unterhält, wird dadurch erzwungen, daß das Blatt sich unter die Temperatur der Umgebung abkühlt. Wird nun die Transpiration infolge der Dampfdruckerniedrigung vermindert, so steigt die Temperatur des Blattes und damit auch die Dampfspannung. Die Ersparnis an verdunstetem Wasser fällt also etwas geringer aus als oben berechnet. Aber das Verhältnis zwischen der bei der Transpiration ersparten und der bei der Hebung aufgewendeten Arbeit wird nicht wesentlich verändert.

Im zweiten Fall, bei kräftiger Bestrahlung der Pflanze, dürfen die Temperaturverhältnisse nicht außer acht gelassen werden[1]). Die auf 1 qcm Blattfläche in 1′ fallende Strahlung sei 0,5 cal. Absorbiert werden davon 0,4 cal., 0,1 cal. gehen durch. 1 qcm Blattfläche transpiriere in 1′ 0,00044 g[2]); dazu sind nötig 0,257 cal. Von den absorbierten 0,4 cal. bleiben 0,143 cal., die durch Emission unschädlich gemacht werden müssen. Die Emission betrage für 1 qcm Blattoberfläche in 1 Minute 0,0015 cal., wenn das Blatt um 1^0 wärmer ist als die Luft, also für 1 qcm Blattfläche, d. h. für Ober- und Unterseite zusammen, 0,03 cal. Die Emission ist der Temperaturdifferenz direkt proportional[3]). Um in 1′ auf 1 qcm Fläche 0,143 cal. zu emittieren, muß also das Blatt um 0,143 : 0,03 = $4,8^0$ wärmer sein als die Umgebung. Setzen wir die Temperatur der Luft zu 20^0, so ist die des Blattes $24,8^0$. Die relative Feuchtigkeit der Luft sei $70^0/_0$, dann ist der Dampf-

1) Die Daten für die Berechnung (Menge der einfallenden Strahlung, Maß der Emission) sind aus Brown u. Escombe und Brown u. Wilson entnommen.

2) Sehr starke Transpiration, bei *Helianthus*, nach Clapp.

3) S. Brown u. Escombe, S. 88; Brown u. Wilson, S. 131. — Stahl (S. 63) entnimmt den Brownschen Arbeiten dasselbe Beispiel für die Größe der Emission, gibt aber für einen Temperaturunterschied von 1^0 0,015 cal. an, für 10^0 0,3 cal., also bei 10^0 Differenz 20 mal so viel wie bei 1^0. Er hat dabei übersehen, daß Brown die Emission bald für eine Blattseite, bald für beide Blattseiten angibt.

druck in der Luft 0,7 · 17,5 = 12,25 mm Hg. Im Blattinneren ist der Dampf bei 24,8° gesättigt, er hat also eine Spannung von 23,5 mm Hg. Die wirksame Druckdifferenz, die die oben angegebene Transpirationsgröße (0,00044 g auf 1 qcm in 1′) erzeugt und damit 0,257 cal. unschädlich zu machen erlaubt, ist dann 23,5 — 12,3 = 11,2 mm Hg.

Bei einem osmotischen Druck von 100 Atm. und bei vollem Welksein ist der Dampfdruck im Blatt um 7 % erniedrigt, also von 23,5 auf 21,9 mm. Die wirksame Spannungsdifferenz wäre jetzt, gleich bleibende Temperatur angenommen, 21,9 — 12,3 = 9,6 mm Hg. Durch Transpiration würden dann statt 0,257 cal. verbraucht

$$\frac{0,257 \cdot 9,6}{11,2} = 0,220 \text{ cal.},$$

oder es würden 0,037 cal. oder 14 % gespart. Diese 0,037 cal. müßten wieder durch Emission aus dem Blatt weggeschafft werden, und dazu müßte die Temperatur um weitere 0,037 : 0,03 = 1,2° über die Lufttemperatur steigen, also von 24,8° auf 26°. Bei dieser Temperatur wäre der Dampfdruck im Blatt 0,93 · 25,3 = 23,5 mm, also (zufällig) so hoch wie vorher, vor der Steigerung der Emission, und die Transpiration würde nun ebenfalls so hoch ausfallen wie vorher. Wir müssen also die primäre Dampfdruckerniedrigung geringer ansetzen, nur so hoch, daß die Wärmemenge, die trotz der Temperaturerhöhung an der Transpiration gespart wird, durch Emission beseitigt werden kann. Gehen wir von der Temperatur des Blattes aus und lassen diese infolge der verringerten Transpiration um 0,6° steigen, also von 24,8 auf 25,4°, so emittiert das Blatt auf 1 qcm in 1′ um 0,03 · 0,6 = 0,018 cal. mehr als vorher. Der Sättigungsdruck bei 25,4° ist 24,4 mm. Der Dampfdruck im Blatt sinkt nun bei Auftreten eines negativen Druckes von 100 Atm. und bei gleichzeitiger Erwärmung um 0,6° von 24,8 mm nicht auf 21,9 mm Hg, sondern nur auf 0,93 · 24,4 = 22,7 mm. Die wirksame Druckdifferenz ist jetzt 22,7 — 12,3 = 10,4 mm gegenüber der ursprünglich vorhandenen Differenz von 11,2 mm. Es werden jetzt an Transpiration gespart

$$\frac{0,257 \cdot 0,8}{11,2} = 0,0185 \text{ cal.}$$

Wärmeersparnis an Transpiration und Erhöhung des Wärmeverbrauchs durch Emission sind also bei dieser Temperaturerhöhung

um $0{,}6^0$ gleich groß, und das Blatt befindet sich wieder im energetischen Gleichgewicht mit der Atmosphäre. Die Transpiration ist dabei gegenüber dem idealen Zustand maximaler Turgeszenz um nur 7 % verringert, statt um 14 %, wie es zunächst bei ausschließlicher Beachtung der Erniedrigung der relativen Dampfspannung zu erwarten scheint. Die an der Transpiration eingesparte Energiemenge ist aber noch immer viel größer, als der bei der Hebung geleisteten Arbeit entspricht. Die bei der Transpiration ersparte Wassermenge ist $\frac{0{,}00044 \cdot 0{,}8}{11{,}2} = 0{,}000031$ g, die noch transpirierte Menge ist $\frac{0{,}00044 \cdot 10{,}4}{11{,}2} = 0{,}000409$ g. Diese Menge muß auf 1033 m gehoben werden; das macht 0,42 Metergramm oder 0,001 cal.

Wir kommen auch bei diesem Beispiel zu der Einsicht, daß keineswegs, wie Dixon meint, an der Verdampfungswärme soviel Energie gespart wird, als für die Hebung der noch verdunsteten Wassermenge Arbeit aufgewendet wird. Eine Beziehung besteht vielmehr, wie wir oben (S. 631) gesehen haben, zwischen der aufgewendeten Hebungsarbeit und der ersparten Ausdehnungsarbeit. Wenn in dem ersten Beispiel bei einer negativen Spannung von 100 Atm. statt 3,51 g nur 2,25 g transpiriert, also 1,26 g eingespart werden, so kann der Zusammenhang der sein: Die noch transpirierten 2,25 g werden auf 1033 m gehoben, dafür werden 1,26 g weniger verdunstet, d. h. um die betr. Gewichtsmenge wird weniger Dampf von der jetzt maßgebenden Spannung 16,28 mm Hg auf 14,03 mm Hg gebracht oder ausgedehnt. Bei der Berechnung der beiden behandelten Beispiele und bei einem dritten Fall finde ich die beiden Arbeiten wohl von ähnlicher Größe, aber nicht identisch. Es muß also vorläufig dahingestellt bleiben, ob die angedeutete energetische Beziehung tatsächlich verwirklicht ist.

Das eine kann aber als sicher gelten: wenn das Wasser in negative Spannung gerät, wird der gesamte Energieumsatz bei der Verdunstung verringert, deshalb weil das primäre Energiepotential, das Dampfdruckgefälle, vermindert wird. Aus diesem Grund kann das Welken, von der Tätigkeit der Spaltöffnungen ganz abgesehen, zu beträchtlicher Wasserersparnis führen.

6. Osmotischer Druck und Transpiration.

Die ökologische Literatur ist voll von mehr oder weniger unbestimmten Vermutungen über die Verminderung der Transpiration durch Bestandteile des Zellsaftes, wie Schleim, Gerbstoff, organische Säuren (z. B. Warming, S. 120, Neger, S. 156). Neuerdings fehlt es nicht an Hinweisen darauf, daß solche Stoffe, ebenso wie anorganische Salze, nach Maßgabe der Dampfdruckerniedrigung wirksam sein müssen (z. B. Fitting, S. 260, Neger, S. 157). Aber daß diese Wirkung erst bei Turgorverlust eintreten kann, hat niemand erkannt. Mit der quantitativen Seite der Frage hat sich, soviel ich sehe, nur Livingston befaßt. Er fragt (1911, S. 161), wie ansehnlich die Erniedrigung der Dampfspannung im besten Fall sein kann, und findet sie für einen osmotischen Druck von 100 Atm. zu „weniger als 10 %“; später (Livingston und Brown, 1912, S. 318) gibt er sie genauer zu 8 % an: wir haben oben (S. 622) 7,2 % berechnet. Daß die Dampftension an der Oberfläche der Zelle um diesen Betrag sinken kann, wenn Welken eintritt, scheint Livingston nicht klar geworden zu sein. Er denkt deshalb (1912, S. 317) an die Möglichkeit, daß bei hohem osmotischem Druck des Zellsaftes die Konzentration der die Zellwände tränkenden Flüssigkeit beträchtlich sein könnte. Wahrscheinlich findet er das selber nicht. Wenn er aber bei seinen weiteren Überlegungen annimmt, die Transpiration sei durch eine Dampfdruckerniedrigung, einerlei wie diese nun zustande kommen mag, bei allen Außenbedingungen im selben Maß vermindert (1912, S. 318), so ist das nicht richtig.

Bei einem osmotischen Druck von 100 Atm. und vollem Welken ist der Dampfdruck in der Membran, wenn sie reines Wasser enthält — das wollen wir wie bisher für alle Ableitungen annehmen —, um 7 % vermindert gegen den voll turgeszenten Zustand, bei dem der osmotische Druck bedeutungslos ist. Der Dampfdruck in den Interzellularen, der bei voller Turgeszenz gleich dem Sättigungsdruck des Wassers ist, wird infolge des Welkens von 100 % auf 93 % erniedrigt, also bei 20° von 17,5 auf 16,2 mm Hg. Die Komplikationen durch Temperaturdifferenzen zwischen Gewebe und Luft und durch Änderung der Gewebetemperatur (vgl. oben S. 636) lassen wir zunächst außer acht; Gewebe und Atmosphäre sollen dieselbe konstante Temperatur haben. Die Transpiration hängt ab von der Dampfdruckdifferenz zwischen den

Interzellularen und der Außenluft. Nur wenn außen die Dampfspannung Null herrscht, ist die Transpiration proportional dem Dampfdruck in den Interzellularen, also in unserem Fall um 7 % verringert. Beträgt die Luftfeuchtigkeit außen 93 %, so wird durch das Welken die Transpiration vollständig sistiert. Bei 80 % Feuchtigkeit ist die wirksame Dampfdruckdifferenz $16,2 - (0,8 \cdot 17,5) = 16,2 - 14 = 2,2$ mm Hg in der welken Pflanze, $17,5 - 14 = 3,5$ mm Hg in der voll turgeszenten, die Transpiration ist also von 35 auf 22 oder um 35 % vermindert. Setzen wir allgemein die relative Luftfeuchtigkeit $= F$, so verhält sich bei allen Temperaturen[1] die Transpiration der welken zu der der voll turgeszenten Pflanze wie $(93 - F) : (100 - F)$. Daraus ergeben sich für verschiedene Werte von F folgende Verhältniszahlen:

Relative Luftfeuchtigkeit in %	0	30	40	50	60	70	80	90	93
Depression d. Verdunstung in %	7	10	11,7	14	17,5	23,3	35	70	100

Bei hoher Luftfeuchtigkeit ist also die prozentuale Verminderung der Transpiration beträchtlich. Aber in feuchter Luft ist die Transpiration an und für sich gering, ausreichende Wasserversorgung leicht. Eine ansehnliche Herabsetzung der Transpiration wäre für die Pflanze gerade in trockner Atmosphäre wünschenswert, und da scheint die Wirkung konzentrierter Zellsäfte nicht sehr ausgiebig. Besonders bei den häufiger vorkommenden osmotischen Drucken von etwa 20 Atm., die bei vollem Welken die Dampfspannung um nur 1,5 % herabsetzen[2]), scheint eine ins Gewicht fallende Einschränkung des Wasserverlustes durch Welken nicht vorhanden zu sein. Ist aber infolge starker Bestrahlung das Gewebe beträchtlich wärmer als die Luft, so ist die Wirkung des Welkens noch geringer; wir haben oben (S. 638) für einen solchen Fall bei einem osmotischen Druck von 100 Atm. und bei 70 % Luftfeuchtigkeit 7 % Wasserersparnis berechnet.

1) Durch die Temperatur wird die prozentuale Dampfdruckerniedrigung sehr wenig beeinflußt, und zwar nimmt sie mit steigender Temperatur etwas ab. Bei 25° ist der Sättigungsdruck des Wassers 23,76 mm Hg, der Sättigungsdruck einer Lösung, die einen osmotischen Druck von 100 Atm. besitzt, berechnet sich zu 22,07 mm Hg. Die Dampfdruckerniedrigung beträgt also bei 25° 7,1 %, während wir sie bei 20° zu 7,2 % gefunden haben.

2) Ein osmotischer Druck von 50 Atm. drückt bei 20° die Dampfspannung von 17,54 auf 16,87 mm, also um 3,8 % herab.

Experimentelle Daten, die wir hier heranziehen können, hat vor allem Livingston[1]) beigebracht. Er findet in einer größeren Versuchsreihe die Verminderung der relativen Transpiration, (d. h. des Verhältnisses zwischen der Transpiration einer Pflanze und der Verdunstung eines Evaporimeters), wie sie an warmen, trockenen Tagen gegen Mittag sich einstellt, im Durchschnitt zu 49 %. Bei E. B. Shreve findet an beblätterten Zweigen gar eine Erniedrigung der relativen Transpiration im Mittel von 227 auf 78 statt (S. 36), die Verminderung beträgt also 66 %. Wie viel von dieser Verringerung auf Engerwerden der Spaltöffnungen zurückzuführen ist, läßt sich noch nicht sicher entscheiden. Daß aber bei Blättern mit ausgiebiger stomatärer Transpiration die regulierende Tätigkeit der Spaltöffnungen an der Herabdrückung der relativen Transpiration einen wesentlichen Anteil hat, scheint mir zweifellos, im Gegensatz zu Livingston[2]). Shreve hat nämlich die Veränderung der Spaltweite gleichzeitig mit dem Gang der relativen Transpiration beobachtet und, wenigstens vormittags, eine recht nahe Übereinstimmung gefunden (vgl. S. 40, Exp. XIV, XVI). Die Berechnung der Diffusionskapazität einer Spaltöffnung ist sehr unsicher[3]), schon die Messung der mittleren Spaltweite mühsam[4]),

---

1) 1906, S. 42; 1912, S. 311.

2) Livingston u. Brown, 1912, S. 311. — Livingston vertritt, ebenso wie Shreve, augenscheinlich den Standpunkt von Lloyd (1908), daß die Spaltöffnungen die Transpiration nicht zu regulieren vermögen. Ich habe die Schlüsse von Lloyd mit ausführlicher Begründung abgelehnt (1910), und Experimente von Darwin und Pertz haben dasselbe Ergebnis gehabt (1911, S. 141) wie die meinigen. Lloyd hat jetzt seinen Standpunkt von Grund aus geändert (1912, 1913), ohne sich aber mit mir auseinander zu setzen und ohne zuzugeben, daß er seine frühere Auffassung verlassen hat. Während er früher bewiesen zu haben glaubte, daß die Transpiration durch die Stomata nicht reguliert wird, sagt er jetzt, der Wassergehalt werde durch die Spaltöffnungen nicht konstant erhalten. Das letztere scheint mir durch seine Versuche bewiesen. Aber daß seine frühere Auffassung irrtümlich war, halte ich fest. Der Fehler wäre dadurch zu vermeiden gewesen, daß Lloyd nach Livingstons Vorgang die relative Transpiration bestimmt hätte, nicht nur die absolute. Und wenn Lloyd selber das eingesehen haben sollte, so zeigen doch die Arbeiten von Livingston und besonders von Shreve (S. 44), daß die betreffenden Autoren noch in dem Lloydschen Irrtum von 1908 befangen sind. Es wäre sehr zu wünschen, daß über einen außerordentlich einfachen Gegenstand, der in jeder Anfängervorlesung behandelt wird, durch offene Diskussion endgültige Einigung hergestellt würde.

3) Vgl. Renner 1910.

4) Auch die von Darwin und Pertz angegebene Porometermethode, deren Prinzip von den Autoren noch gar nicht analysiert worden ist, verlangt eine sehr kritische Handhabung.

und die aus den linearen Dimensionen des Porus abgeleiteten Verhältniswerte für die Diffusionskapazität sind deshalb nicht als ganz zuverlässig zu betrachten. In der folgenden Tabelle sind nach den Zahlen von Shreve (S. 41, 42) die Verhältniswerte der Spaltweiten und der zugehörigen relativen Transpirationsgrößen nebeneinander gestellt. Die Übereinstimmung ist, abgesehen von dem Ende des Versuchs XVI, gar nicht schlecht. Und wenn auch, wie gesagt, auf die Zahlen kein fester Verlaß ist, so ist es doch äußerst wahrscheinlich, daß die Veränderung der Spaltweite wenigstens mit eine Ursache der Veränderung der relativen Transpiration ist.

	Spalt-weite	relative Transpiration	Verhältnis der Spaltweite	Verhältnis der relativen Transpiration
Exp. XIV	3,6	0,181	100	100
	1,6	0,079	44	43
	2,2	0,124	61	68
Exp. XVI	4,4	0,302	100	100
	2,5	0,205	57	67
	3,1	0,215	70	70
	3,3	0,108	75	38!

Nach Shreve zeigen aber auch blattlose Zweige, deren Spaltöffnungen immer geschlossen sein sollen (S. 41), den normalen Gang der relativen Transpiration. Das Maximum der relativen Transpiration (Mittel aus zwei Versuchen, S. 36) ist 0,155, das Minimum 0,069, die Herabdrückung also 56%. Das wäre ohne Mitwirkung der Stomata derselbe Erfolg, wie in dem oben zitierten Experiment XIV, wo die Verminderung 57% beträgt. Nun ist bei einem Blatt mit offnen Spalten immerhin auch noch eine kutikuläre Transpiration da, und wenn am selben Blatt die stomatäre Komponente durch die Schließzellen und die kutikuläre auf eine gleich zu untersuchende Weise annähernd im selben Verhältnis herabgedrückt werden, dann ist der Gang der relativen Transpiration mit und ohne Spaltöffnungen derselbe.

Bei den blattlosen Zweigen müssen wir jedenfalls zu der Deutung greifen, die Livingston überall anwenden möchte. Livingston schließt: die Spaltöffnungen sind es nicht, die die relative Transpiration herabdrücken; Konzentrationen, die den

Dampfdruck um 49% erniedrigen, gibt es auch nicht; folglich muß ein anderes Moment wirksam sein. Und dieses findet er in einem leichten Austrocknen der Membranen[1]). Daß es allein die Zellwände sind, die von ihrem Quellungswasser verlieren, ist sehr unwahrscheinlich. Die Verminderung des Wassergehalts, die im Laufe des Tages mit zunehmender Evaporation sich an den transpirierenden Organen allgemein einstellt[2]), betrifft also sicher auch die Zellräume und führt ja tatsächlich an sehr warmen trockenen Tagen nicht selten zu vorübergehendem deutlichem Welken. Eine Zunahme des Sättigungsdefizits bezw. der Turgorsenkung mit der Zunahme des Wasserverbrauchs ist auch im Interesse des Wasserersatzes unvermeidlich, weil erst das Sättigungsdefizit die Saugkraft liefert.

Solange wir annehmen, daß der Quellungszustand der ganzen Zellwand mit dem Dampfdruck des Zellsaftes im Gleichgewicht sei, können wir eine Verminderung der relativen Transpiration um 50% oder mehr unter den Bedingungen der Versuche nicht erklären, auch nicht bei vollem Welken. In den hier allein verwertbaren Experimenten von Shreve mit blattlosen Zweigen war kein sichtbares Welken erreicht, der osmotische Druck betrug sicher nicht mehr als 100 Atm., die Erniedrigung der Dampftension im Zellsaft belief sich also höchstens auf wenige Prozent. Die Transpiration hätte dadurch um nicht viel mehr Prozent vermindert sein können, weil die relative Feuchtigkeit der Luft zu nur 10% registriert ist.

Die bisher gemachte Annahme über die Imbibition der Membran gilt aber streng nur für solche Zustände, in denen die Zellhaut im statischen Gleichgewicht mit der Atmosphäre sich befindet, also keine Transpiration statthat. Sobald die Zelle Wasser abgibt, muß innerhalb der Zellwand ein Potential vorhanden sein, das das Wasser mit ausreichender Geschwindigkeit durch die Membran treibt. Die Zellhaut darf also nicht auf ihrer ganzen Dicke gleichmäßig imbibiert sein. Nur in der innersten Schicht hat die Zellwand den Dampfdruck des Zellsaftes, nach außen nimmt die Dampfspannung ab. Das Gefälle der Wassersättigung muß um so

1) „incipient drying“ bei Livingston und Brown, 1912, S. 311, 314; Livingston, 1913, S. 172; vorher von Livingston (1911b, S. 419) „incipient wilting“ genannt. Noch früher habe ich (1910, S. 516) von Austrocknen der Wände bei beginnendem Welken gesprochen.

2) Livingston u. Brown, 1912; Lloyd 1912, 1913; Shreve 1914.

steiler sein, je rascher das Wasser durch die Membran filtriert und je größer der Filtrationswiderstand der Membran ist.

Am wirksamsten wird dieser Faktor deshalb bei kutikularisierten Zellhäuten. Gewöhnliche Epidermen transpirieren merkbar, auch wenn ihnen Spaltöffnungen ganz abgehen, die Kutikula ist also gequollen, wenn auch wenig. An einem vollkommen turgeszenten Blatt muß die Kutikula wassergesättigt sein, wenn der absolute Wassergehalt auch gering ist[1]). Wenn nun Transpiration einsetzt, muß die Kutikula im ersten Augenblick ebenso stark transpirieren wie jede andere Zellhaut, weil in ihr der Sättigungsdruck des Wassers herrscht. Aber schon ein geringer Wasserverlust verlangt zu seiner Deckung bei der schwachen Imbibition und den riesigen Filtrationswiderständen ein steiles Druckgefälle in der Außenwand. Die Zelle kann deshalb fast maximalen Turgor haben, die Dampfspannung an der Oberfläche der Kutikula ist trotzdem weit erniedrigt. So erklärt sich der gute Transpirationsschutz, den die Kutikula auch einem wohl turgeszenten, etwa abgeschnitten in Wasser stehenden Blatt gewährt. Das Dampfdruckgefälle in der Membran hat nur für den Wassertransport durch die Membran aufzukommen, in ihrer innersten Schicht kann die Außenwand reichlich imbibiert sein.

Bei bewurzelten Pflanzen wird aber der Turgor im transpirierenden Parenchym immer beträchtlich gesenkt, um den Wasserstrom bis zu den verdunstenden Zellhäuten zu unterhalten. Die innerste Schicht der Epidermisaußenwand ist jetzt mit der nicht mehr voll turgeszenten Zelle im Gleichgewicht, das Sättigungsgefälle in der Membran beginnt also schon an einem tieferen Punkt. Der Filtrationswiderstand der ganzen Wand ist außerdem durch die Entquellung erhöht, das Gefälle in der Wand muß also auch noch steiler werden als an der turgeszenten Zelle. So nimmt der Dampfdruck an der Oberfläche der Kutikula mit zunehmender evaporierender Kraft der Atmosphäre immer mehr ab, und damit die relative Transpiration.

Was für Zellen mit kutikularisierten Außenwänden ohne weiteres einleuchtet, daß an der Oberfläche die Dampfspannung weit unter die des Zellsaftes sinken kann, das könnte nun, wenn schon in geringerem Maß, auch für die gewöhnlichen Zellulosewände des Parenchyms gelten, an denen die „innere Transpiration“

---

1) Vgl. dazu Livingston, 1913, S. 168.

in die Interzellularen stattfindet. Eine Druckdifferenz von einer Höhe, die im äußersten Fall dem osmotischen Druck des Zellsaftes entspricht, besorgt aber den Transport des Wassers durch das Parenchym der Wurzel, durch die Gefäße zu den Blättern und hier wieder durch einige Parenchymschichten bis zu den Interzellularen, und dabei filtriert das Wasser durch zahlreiche Zellwände. Vorausgesetzt, daß die Beschaffenheit der an die Interzellularen grenzenden Wände dieselbe ist wie im übrigen Parenchym, genügt also eine sehr geringe Druckdifferenz, um das Wasser zu guter Letzt durch die letzte Zellulosehaut in den Interzellularraum zu treiben; die betreffende Membran wird folglich außen ziemlich ebenso stark imbibiert sein wie innen. Demnach ist es recht fraglich, ob ein „beginnendes Austrocknen" im Sinne Livingstons, nach unseren Festsetzungen eine Senkung der Imbibition unter das Gleichgewicht mit dem Zellsaft, auch an den die Interzellularen begrenzenden Zellwänden eintreten kann; und an diese scheint Livingston vorzugsweise zu denken[1]).

Es dürfte jetzt auch klar geworden sein, daß Livingstons beginnendes Austrocknen nicht, wie er tut[2]), mit meinem Sättigungsdefizit[3]) gleich zu setzen ist. Das Sättigungsdefizit entspricht der Turgorsenkung und liefert das Energiepotential für die Wasserversorgung bis zu den oberflächlichen Membranen hin; die dadurch bedingte Dampfdruckerniedrigung kann im äußersten Fall dem osmotischen Druck des Zellsafts entsprechen. Das beginnende Austrocknen liefert, soweit es über das Gleichgewicht mit dem Zellsaft hinausgeht, das Energiepotential für die Wasserfiltration durch die oberflächlichen Wände und ist mit Sicherheit bis jetzt nur von der Epidermis bekannt.

Alles in allem müssen wir sagen: durch die Potentialgefälle in den transpirierenden Zellwänden, deren Größe wir noch nicht kennen, werden die Dampfdruckverhältnisse so kompliziert, daß wir über die Wirkung hoher Zellsaftkonzentrationen auf die Transpiration keine zahlenmäßigen Angaben machen können. Das Minimum der Wirkung bei vollem Welken, entsprechend der Dampfdruckerniedrigung im Zellsaft (was aber keineswegs proportionale

1) Ebenso meint Fitting (S. 260): „Namentlich die sog. innere Transpiration dürfte auf einen sehr niedrigen Betrag dadurch (nämlich durch hohe Zellsaftkonzentration) herabgedrückt sein.

2) 1913, S. 172.

3) Vgl. oben S. 625.

Verminderung der Transpiration bedeutet, sondern meistens beträchtlichere), kennen wir. Wie aber der Dampfdruck an der Oberfläche der verdunstenden Zellwände bei starker Transpiration dadurch beeinflußt wird, können wir nicht schätzen.

Natürlich kann die relative Transpiration (man sollte Transpiration nie mehr ohne gleichzeitige Messung der Evaporation bestimmen), außer durch Spaltenverengerung und durch primäre Dampfdruckerniedrigung in der Membran, auch durch Veränderungen in den Eigenschaften des Plasmas hervorgerufen werden[1]). Davon wissen wir aber noch nichts, und die für die Transpiration unmittelbar maßgebende Folge solcher Veränderungen wäre immer letzten Endes eine Veränderung des Dampfdrucks in der Membran.

Wir können jetzt vielleicht auch dem Problem der starken Schleimbildung bei Xerophyten eine neue Ansicht abgewinnen. Verschleimte Epidermis z. B. ist viel häufiger als man im allgemeinen annimmt[2]). Neger sagt darüber (S. 156): „Kolloide Substanzen (Schleim usw.) geben in flüssigem Zustand ihr Wasser nur langsam ab. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß der in den Oberhautzellen vieler Pflanzen vorkommende Schleim die Wasserabgabe einschränkt." Mit solchen „zweifellosen" Feststellungen tut sich die Ökologie, wie wir sie bis jetzt haben, noch immer viel zu leicht. Sie begnügt sich oft, anstatt zu wissen, mit einem Meinen, das bald zu einem durch keinen Zweifel getrübten Glauben wird. Aus diesem Zustand kann die Ökologie nur herauskommen, wenn sie sich ans Rechnen gewöhnt, denn in solchen Dingen ist ein Wissen erst da, wo Zahlen sind. Gerade in der Ökologie sind ja die quantitativen Verhältnisse alles, noch mehr als in der unangewandten Physiologie.

Kolloide in flüssigem Zustand, also kolloidale Lösungen, geben ihr Wasser ab entsprechend ihrem Dampfdruck, und der ist wenig erniedrigt. Aber der Schleim liegt ja nicht an der Oberfläche, sondern im Innern der Zelle, und kann in dem komplizierten System der bewurzelten Pflanze ganz andere Wirkungen haben als in einer Glasschale.

1) Vgl. Livingston und Brown, S. 317.

2) Viele Beispiele z. B. bei Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899. Aus meiner Assistentenzeit bei Prof. Radlkofer ist mir bekannt, daß verschleimte Epidermis bei tropischen Sapindaceen außerordentliche Verbreitung hat, desgleichen bei Moraceen; vgl. Renner, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Artocarpeen und Conocephaleen, Englers Jahrb., 1906, Bd. 39, S. 324.

In einer Epidermiszelle, deren Innenwand verschleimt ist, bewegt sich bei hoher Turgeszenz das Transpirationswasser verhältnismäßig leicht durch die stark imbibierte Schleimmembran. Wird die Zelle welk, so verliert die Schleimmembran von ihrem Wasser verhältnismäßig mehr als die anderen Teile der Wandung, eben wegen ihrer hohen Quellbarkeit. In diesem Zustand wirkt die Schleimauflage der Innenwand wie eine kräftige Verdickung; als solche stellt sie sich ja z. B. in Alkohol auch dar. Schon innerhalb dieser Wand ist eine gewisse Druckabnahme nötig, um das Wasser mit der nötigen Geschwindigkeit nach außen zu befördern. Die Epidermis wird also stärker welk als es einer nicht verschleimten Oberhaut in Berührung mit Parenchym von einem gewissen Turgeszenzgrad begegnen würde, und das führt zu einer Verminderung der kutikularen Transpiration (vgl. S. 644). Eine dicke, nicht verschleimte Epidermisinnenwand wirkt im selben Sinn, doch dauernd, nicht wie die verschleimte nur bei schwieriger Wasserbeschaffung. Bei Zellen mit Schleim im Zellsaft wird das Welken ähnliche Folgen haben, Erhöhung des Filtrationswiderstandes[1]). Bei der Wasserversorgung ist eben alles Dynamik, nichts Statik.

Diese Betrachtungen sind aber erst physiologische Orientierung, noch keine Ökologie. Für die Ökologie ist das Ausmaß der Wirkung ausschlaggebend, in unserem Fall der Umstand, ob die Wasserersparnis eine praktisch ins Gewicht fallende Größe erreicht. Darüber wissen wir gar nichts, wir können nicht einmal annähernd schätzen, und deshalb müssen wir uns zu dem Geständnis bequemen, daß die ökologische Bedeutung der Schleimbildung noch unbekannt ist.

II. Messung der Kohäsion des Wassers mit Hilfe des Rings am Farnsporangium.

Für die Kohäsionstheorie der Wasserbewegung ist es natürlich von großer Bedeutung, welche Zerreißungsfestigkeit das in den Leitbahnen eingeschlossene Wasser hat. In der botanischen Literatur wird diese Festigkeit des Wassers nach dem Vorgang von Dixon allgemein als Kohäsion bezeichnet. Physikalisch scheint der Begriff

1) Bei meiner Darstellung der Xerophyten (1914 b, S. 674) war ich auf diesen Punkt noch nicht aufmerksam geworden.

Kohäsion ganz mangelhaft definiert zu sein. Er wird bald gleichbedeutend mit Binnendruck gebraucht, bald ungefähr im gleichen Sinn wie Oberflächenspannung[1]). So ist es begreiflich, daß viele Autoren den Ausdruck Kohäsion auf Flüssigkeiten überhaupt nicht anwenden[2]). Wir Botaniker können aber, eben weil der Begriff nicht scharf umgrenzt ist, dem Schlagwort Kohäsionstheorie zuliebe bei dem Terminus bleiben, mindestens so lange wir nicht wissen, was eigentlich geschieht, wenn in einer wassererfüllten Pflanzenzelle eine Gas- oder Dampfblase auftritt und den Zusammenhang der Wasserfüllung aufhebt. Es sind ja mindestens vier Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Der Riß kann auftreten: 1. im Innern der Wasserfüllung a) infolge Überwindung der Zugfestigkeit (des Binnendrucks) des Wassers, b) infolge Ausscheidung eines vorher gelöst gewesenen Gases: 2. zwischen Wasser und Wand a) infolge Überwindung der Adhäsion des Wassers an der Wand, b) infolge Eindringens von Luft durch die Wand.

Die von verschiedenen Autoren und mit Hilfe verschiedener Methoden am Wasser experimentell bestimmten Werte für die Kohäsion weichen weit voneinander ab. Jul. Meyer hat bei anscheinend sehr exakten Versuchen mit seinen „Flüssigkeitstonometern" im besten Fall 34 Atm. gefunden. Dixon dagegen will mit einer ganz ähnlichen Methode[3]) auf 158 Atm. (1909 b, S. 42) und neuerdings gar auf 207 Atm. gekommen sein (1914, S. 233); die Berechnung der Druckwerte ist aber sehr umständlich und eine anschauliche Vorstellung von der Höhe der auftretenden Spannungen geben die Experimente deshalb nicht. Die viel durchsichtigeren Resultate von Meyer lassen die Festigkeit des Wassers geringer erscheinen, als daß die Kohäsionstheorie sich damit begnügen könnte, denn falls die in Pflanzen vorkommenden osmotischen Drucke von 100 Atm. für die Wasserversorgung voll ausgenutzt werden sollen, muß die Kohäsion des Wassers mindestens diesen Wert von 100 Atm. erreichen.

---

1) Die Tabellen von Landolt-Börnstein z. B. kennen nur die „spezifische Kohäsion" (S. 112), die aus der Oberflächenspannung abgeleitet ist.

2) Z. B. Nernst, Jul. Meyer. Ursprung, der den letztgenannten Autor ausführlich zitiert, setzt den Ausdruck Kohäsion ein, wo Meyer von dem erreichten negativen Druck spricht.

3) Nach der Darstellung von Ursprung (S. 397) muß man notwendig annehmen, die Ablehnung der Berthelotschen Methode richte sich auch gegen Dixon. Daß Dixon diese Methode viel sorgfältiger handhabt, deutet Ursprung in der Anmerk. 3 nur eben an.

Gegen die bisher versuchten Bestimmungen samt und sonders ist der Einwand zu erheben, daß sie mit Gefäßen aus anderem Material arbeiten als die pflanzlichen Zellwände sind. Einmal kann die Adhäsion des Wassers an den imbibierten Zellhäuten größer sein als an Glas. J. Meyer weist mehrfach darauf hin, daß seine Bestimmungen die eigentliche Zugfestigkeit des Wassers noch gar nicht treffen. Er sagt z. B. S. 23: „Der Entstehungsort der Blase, also die Bruchstelle, befand sich, so oft ich die Erscheinung zu beobachten Gelegenheit hatte, niemals im Inneren der Flüssigkeit selbst, sondern an der Berührungsstelle Flüssigkeit — Glas"; und weiter S. 27: „Das Ergebnis dieser 165 Messungen ist also, daß ein Grenzwert der negativen Drucke, der der Zugfestigkeit der untersuchten Flüssigkeit entspricht, bisher nicht erreicht werden konnte." Zweitens befinden sich die im Wasser gelösten Gase unter verschiedenen Bedingungen, je nachdem das Wasser in Glas oder in eine Pflanzenzelle eingeschlossen ist. Der Punkt ist wichtig, weil die meisten Autoren betonen, hohe negative Drucke ließen sich nur mit luftfreien Flüssigkeiten erzielen; Dixon allerdings hat seine höchsten Werte mit luftgesättigtem Holzsaft erhalten (1914). Die im Gefäßwasser gelöste Luft kann, wenn das Lösungsvermögen des Wassers für Luft sich einmal verringert, durch die Gefäßwand nach außen diffundieren und braucht sich nicht in der Gefäßzelle in Gasform auszuscheiden. In einer Glasröhre ist das ganz anders. Im Askenasyschen Versuch z. B. ist das Wasser nur auf der Querschnittfläche des Gipspfropfens mit der Luft in Berührung, der Gasaustausch zwischen Atmosphäre und Wasser auf dem Weg der Diffusion deshalb sehr erschwert. Und in allseits geschlossenen Glasröhren, wie Dixon und Meyer sie verwenden, besteht gar kein Verkehr zwischen Wasser und Atmosphäre.

Wir müssen also Wasser beobachten, das im Innern von Pflanzenzellen in Zugspannung versetzt wird. Dazu eignen sich am besten die sogenannten Kohäsionsmechanismen, weil wir hier an einer auffallenden Bewegungsreaktion erkennen, wann der Zusammenhang in der Wasserfüllung der Zelle aufgehoben wird. Ob dabei der Riß im Wasser selber oder zwischen Wasser und Zellwand auftritt, ob also die Kohäsion oder die Adhäsion zuerst überwunden wird, braucht uns vorerst nicht zu beschäftigen. Das schönste Beispiel eines Kohäsionsmechanismus ist der Ring (Annulus) am Sporangium der Polypodiaceen. Bei Wasserverlust werden die dünnen Außenwände der Ringzellen eingedrückt, die Seitenwände einander genähert,

der gesamte äußere Umfang des Annulus verkleinert, und dadurch am schwächsten Punkt in der Fortsetzung des Ringes, am Stomium, die Sporangienwand aufgerissen[1]). Bei fortschreitendem Wasserverlust wird die vorher konvexe Außenseite des Rings konkav, bis die Wasserfüllung der Ringzellen reißt, die Zellen mit einem Ruck ihre ursprüngliche Gestalt annehmen, der Außenumfang des Annulus seine ursprüngliche Länge wiedergewinnt und damit der ganze Ring in die Ausgangsstellung zurückschnellt. Es handelt sich nun bloß darum, die Spannung des Wassers in dem Augenblick zu bestimmen, bevor die eingedellte Außenwand sich aus ihrer Zwangslage losreißt und nach außen springt. Während der ganzen Deformation bis zu diesem Augenblick hat ja das Wasser den Zug der adhärierenden Membran auszuhalten, und daß das keine geringe Spannung ist, läßt sich bei der Stärke der Deformation an den kleinen Wandflächen von vornherein annehmen.

Zur Bestimmung der Spannung stehen zwei Wege offen: 1. die Ausnutzung der Semipermeabilität der Wände der Annuluszellen, 2. die Ermittlung des Dampfdrucks durch Vergleich.

1. Die Semipermeabilität der Annulusmembranen.

Den wassererfüllten Ring kann man bekanntlich statt durch Austrocknenlassen auch durch Einlegen in wasserentziehende Mittel zum Springen bringen, wie es Glyzerin, starker Alkohol und Salzlösungen sind. Die Wände der Ringzellen sind also für diese Flüssigkeiten viel weniger leicht durchdringlich als für Wasser. Aber sie sind dafür nicht vollkommen undurchlässig. Denn die Blasen, die in den Ringzellen beim Springen in Luft oder in einer der Flüssigkeiten aufgetreten sind, verschwinden in den genannten Flüssigkeiten mit der Zeit; bei Glyzerin dauert das mehrere Tage, bei Salzlösungen viel kürzere Zeit. Und wenn in verdünntem Glyzerin oder in Salzlösungen der Annulus sich nur deformiert hat ohne zu springen, so geht die Deformation langsam zurück.

Die Ausnahmestellung, die der Rohrzucker in seinem Verhalten gegen alle semipermeablen Membranen einnimmt, ließ vermuten,

1) Der Riß läuft bei den mir bekannten Polypodiaceen nur im Stomium zwischen den beiden Zellen, auf den Backen des Sporangiums geht er quer durch die Zellen durch, ohne sich an die Zellgrenzen zu halten. Das wird gewöhnlich ungenau abgebildet.

daß er auch durch die Annuluswände nicht eindringt. Tatsächlich wird in starken Zuckerlösungen die Deformation in vielen Tagen nicht rückgängig gemacht, und in Luft gesprungene Annuli behalten, wenn sie in starke oder schwache (bis zu 10 % herunter) Zuckerlösung eingetragen werden, die Blasen viele Tage lang. Rohrzucker dringt also gar nicht ein.

In einer Rohrzuckerlösung, die 2 Gewichtsteile Zucker auf 1 Teil Wasser, also 5,8 Mole im Liter Wasser, enthielt, deformierten sich reife Sporangien von *Polystichum filix mas*, *Scolopendrium officinarum* und *Pteris quadriaurita* (Gewächshausmaterial) sehr stark, ohne aber im allgemeinen zu springen (Fig. 3, 10, 12, 13, Taf. IX). Nur die Sporangien von *Polystichum filix mas* var. *decorum*, die im Freien schon geöffnet und wohl etwas verwittert waren, sprangen größtenteils in dieser Lösung. Die Sporangien der gewöhnlichen Form von *Filix mas* wurden auch in etwas verdünnteren Lösungen beobachtet. und zwar in solchen, die auf 1 Teil Wasser 1,12 bezw. 1,5 Teile Rohrzucker enthielten. Die Deformation war hier natürlich beträchtlich schwächer, wie Fig. 1 und 2, Taf. IX (zu vergleichen mit Fig. 3), zeigen. Sporangien desselben Sorus verhalten sich, wohl je nach dem Reifezustand, recht verschieden. Am raschesten und stärksten krümmen sich die Annuli von schon geöffneten, also ganz reif gewesenen Sporangien. Die noch geschlossenen reißen in den schwächeren Lösungen manchmal gar nicht auf (Fig. 1) oder sehr spät. also wohl erst wenn die Lösung unter dem Deckglas durch Verdunstung vom Rand konzentrierter geworden ist. Der dünnwandige Annulus von *Scolopendrium* krümmt sich viel stärker als der der beiden anderen Arten, auch vor dem Springen in der Luft. Fig. 12, Taf. IX, zeigt einen solchen vollkommen zum Ring zusammengebogenen Annulus von *Scolopendrium* in der stärksten Zuckerlösung; damit ist Fig. 13, Taf. IX. von *Filix mas* zu vergleichen. Um die Reihe der Stadien voll zu machen, sind in Fig. 4. Taf. IX noch Sporangien nach dem Springen in Glyzerin wiedergegeben: sie sind fast geschlossen und der gasförmige Inhalt der Ringzellen erscheint dunkel.

In sehr stark deformierten Ringzellen zeigt der Inhalt innerhalb der konzentrierten Zuckerlösung ein optisches Verhalten, das mitunter den Anschein erweckt, als ob schon Gasblasen vorhanden wären. Bei Zugabe von Wasser schließt sich aber das Sporangium, ohne daß die „Blasen“ sich dehnen, vielmehr zeigen die Zellen sich vollkommen wassererfüllt. Glyzerin bringt solche Annuli auch

prompt zum Springen, ebenso kann man durch Drücken aufs Deckglas die Spannung vollends soweit steigern, daß das Wasser reißt. Weiter unten wird mitzuteilen sein, daß auch Annuli, in denen schon Blasen aufgetreten sind, unter gewissen Umständen nicht vollständig zu springen vermögen. Aber bei der geschilderten Erscheinung ist es ganz sicher noch nicht zur Zerreißung des Zellwassers gekommen. Andererseits kann der Brechungsindex des Wassers durch die Zugspannung nicht in merklicher Weise verändert sein. Mit der Steigerung des positiven Druckes nimmt nämlich nach Röntgen der Brechungsindex außerordentlich wenig zu, und nach J. Meyer ist der Dilatationskoeffizient des Wassers gleich dem Kompressionskoeffizienten. Daß der Zellinhalt dunkel erscheint, fast (wenn auch nicht ganz) so dunkel wie die Gasblasen in zersprungenen Zellen, hängt also wohl mit der sehr starken Krümmung der Außenwände zusammen. Der Brechungsindex der dicken Zuckerlösung ist von dem des Wassers beträchtlich verschieden, es kann deshalb wohl zu einer totalen Reflexion kommen.

Nach tagelangem Verweilen in der stark deformierenden konzentriertesten Zuckerlösung (in einem verschlossenen Gläschen, nicht unter dem Deckglas) führten die Sporangien bei Glyzerinzugabe unvollkommene Springbewegungen aus, wobei in den Ringzellen zweifellose Blasen sichtbar wurden. Die Annuli blieben aber auf der Außenseite stark konkav, die Wände waren nicht imstande sich vollständig auszufüllen, wohl infolge von Überdehnung (vgl. unten S. 658).

Die Deformation des Annulus kommt zum Stillstand, wenn der Dampfdruck im Füllwasser der Ringzellen gleich der Dampftension der Lösung geworden ist. Der Dampfdruck des Füllwassers kann von vornherein erniedrigt sein durch gelöste Stoffe, und bei der Deformation steigt die Konzentration der Lösung, wenn eine solche vorhanden ist. Wir müssen also fürs erste erfahren, welcher osmotische Druck in den Zellen im Zustand starker, schon nahe ans Springen hinreichender Deformation herrscht. Bei sehr hohem osmotischem Druck im Innern ist mit wasserentziehenden Mitteln nicht einmal eine schwache Deformation zu erreichen; Sporangien, die in 70proz. Alkohol gelegen haben, ändern in absolutem Alkohol und in Glyzerin ihre Form gar nicht.

Lebend waren von den verwendeten Sporangien nur die von *Pteris quadriaurita* zur Hand. Im reifen, zum Springen bereiten Annulus enthalten die Zellen noch einen lebenden Plasmabelag,

der auf der Innenwand am stärksten ist; hier liegt auch der Zellkern. Der osmotische Druck des Zellsaftes läßt sich natürlich mit Zucker nicht bestimmen, weil dieser nicht durch die Zellwand bis zum Protoplasten permeiert. Eine Mollösung von Kalisalpeter plasmolysiert die Zellen kräftig. Die Substanzen des Zellsaftes oder ein Teil davon könnten auch in der toten Zelle von der Wand festgehalten werden, wie die Wand dem Zucker den Eintritt verwehrt.

Daß das Füllwasser der toten Annuluszelle Stoffe in Lösung enthält, hat schon Prantl (1886) wahrscheinlich gemacht. Prantl glaubt das rasche Verschwinden der „Luftblasen", wenn der gesprungene Annulus in Wasser gebracht wird, auf osmotischen Druck in den toten Ringzellen zurückführen zu müssen und beobachtet tatsächlich, daß die Blasen, wie in Wasser, so auch in 3proz. $CaCl_2$-Lösung verschwinden, aber in 5proz. und noch konzentrierteren Lösungen des Salzes erhalten bleiben.

Zuverlässiger ist jedenfalls die Verwendung von Rohrzucker. Sporangien von *Pteris quadriaurita* wurden lebend in Luft zum Springen gebracht, dann nach Zusatz 30proz. Zuckerlösung[1]) rasch beobachtet. Die Blasen, die zuerst die Zellen ganz ausfüllten, verkleinerten sich beträchtlich, einzelne verschwanden sogar ganz. Die Zellen vermochten also der Lösung, die als solche nicht permeiert, Wasser zu entziehen. In 40% Zucker blieben die Blasen größer, in 50% Zucker waren zwischen der Blase und den Zellwänden in den Ecken nur dünne Plasmamassen sichtbar. Diese verloren an Volumen noch weiter bei Zugabe von sehr konzentrierter Zuckerlösung oder von Glyzerin.

Durch Kochen der Sporangien in destilliertem Wasser wird der osmotische Druck der Ringzellen etwas vermindert. Gekochte Sporangien, in Luft zum Springen gebracht, behielten in 30 und 40% Zucker größere Blasen als Sporangien, die vor dem Springen noch lebten. Auch in 20% Zucker blieben die Blasen noch ziemlich groß. In 10% Zucker dagegen verschwanden die allermeisten.

In sehr verdünnter Salzsäure gekochte und dann in destilliertem Wasser ausgewaschene Sporangien unterschieden sich nicht von den in Wasser gekochten.

Der osmotische Druck der toten, nicht deformierten, vollkommen von Flüssigkeit erfüllten Ringzellen entspricht also etwa 10%

---

1) 30% bedeutet 30 g Zucker auf 100 g Wasser; ebenso sind die folgenden Konzentrationsangaben zu verstehen.

Rohrzucker. Im Zustand stärkster Deformation ist der osmotische Druck höchstens bis zum Gleichgewicht mit 30% Rohrzucker erhöht; das entspricht einem osmotischen Druck von etwa 24 Atm., weil die Lösung 0,9 Mol auf 1 l Wasser enthält[1]). Denn in dieser Lösung ist neben den großen Blasen ja nur noch eine dünne Flüssigkeitsschicht erhalten.

In Sporangien von *Scolopendrium*, die ein Jahr lang in 70proz. Alkohol aufbewahrt waren und dann in destilliertem Wasser gekocht wurden, ist der osmotische Druck noch niedriger. Aus gesprungenen Annulis verschwinden die Blasen zwar in 1prozentiger Zuckerlösung, sie bleiben aber in den meisten Zellen sehr groß bei 4tägigem Liegen in 10% Zucker. Wird gesprungenen Sporangien Wasser zugesetzt, so werden die Blasen rasch kleiner und verschwinden zuletzt. Bei Übertragung in 1proz. Zuckerlösung wird das endliche Verschwinden der in Wasser schon verkleinerten Blasen kaum verlangsamt. In 5% Zucker dagegen dehnen sich die klein gewordenen Blasen beträchtlich, und in 10% geht die Dehnung so weit, daß sie die meisten Zellen bis in die äußersten Ecken ausfüllen (Textfig. 2); 10 g Zucker auf 100 g Wasser sind etwa 0,3 Mol auf 1 l Wasser, und diese Konzentration gibt einen osmotischen Druck von etwa 7,5 Atm.[1]).

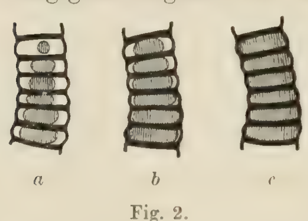


Fig. 2.
Teil eines Annulus von *Scolopendrium*, in Rückenansicht. Die Wände sind schwarz ausgezogen, die Gasblasen in den Zellen sind schraffiert.
a = in 1proz., *b* = in 5proz., *c* = in 10proz. Zuckerlösung. Der Zustand *a* ist vorübergehend. Die weitere Verkleinerung der Blasen wurde dadurch verhindert, daß das Sporangium aus der Lösung *a* in die Lösung *b* gebracht wurde. Die Zustände *b* u. *c* sind stabil.

Der osmotische Druck der Zuckerlösung, die 1,12 Teile Zucker auf 1 Teil Wasser enthält, beträgt nach Berkeley und Hartley[2]) etwa 102 Atm. Um die osmotischen Drucke der stärkeren Lösungen durch Extrapolation annähernd zu finden, habe ich die von Berkeley und Hartley angegebenen Werte in ein Koordinatensystem eingetragen (Textfig. 3), die Schnittpunkte der Koordinaten mit Hilfe des Kurvenlineals verbunden und die Kurve nach oben verlängert. So ergeben sich für Lösungen, die 1500

1) Renner, 1912 a, S. 491, nach Morse.

2) Vgl. Renner, 1912 a, S. 496.

bezw. 2000 Teile Rohrzucker auf 1000 Teile Wasser enthalten, osmotische Drucke von 148 bezw. 210 Atm.

Der osmotische Druck in den deformierten Annuluszellen ist also dem osmotischen Druck der konzentrierten Rohrzuckerlösung gegenüber verschwindend niedrig. Die Erniedrigung der Dampftension in den Ringzellen muß demnach zum allergrößten Teil durch negativen Druck des Füllwassers, an dem die eingedrückte Zellwand zerrt, zustande kommen. Der negative Druck ist gleich dem osmotischen Druck der Zuckerlösung, also im äußersten Fall etwa 200 Atm., und dabei springen die Sporangien im allgemeinen noch nicht einmal.

Mit noch konzentrierteren Rohrzuckerlösungen ist wegen ihrer sirupartigen Beschaffenheit nicht angenehm zu arbeiten. Gesättigte Kochsalzlösung, die noch höheren osmotischen Druck hat (vgl. unten), bringt ganz reife Sporangien von *Pteris quadriaurita*, lebende wie gekochte, zum Springen, 0,9-gesättigte Lösung deformiert sie nur stark, und die Deformation geht bald zurück. Das Kochsalz dringt also ziemlich leicht ein und kann zu genauer Bestimmung der Zugspannung beim Springen nicht verwendet werden.

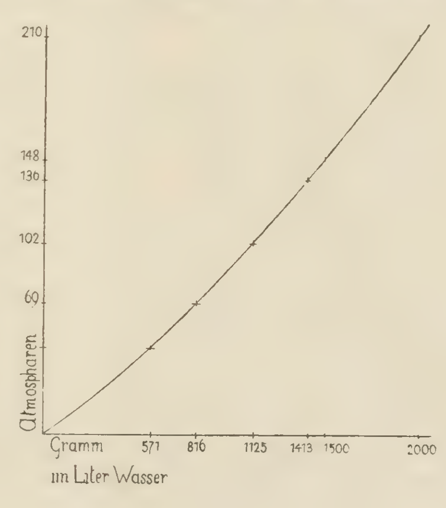


Fig. 3.

2. Die Dampfspannung im Annulus vor dem Springen in Luft.

Wir können uns von der Semipermeabilität der Annuluswände, die den meisten Stoffen gegenüber mangelhaft ist, leicht unabhängig machen. Dazu brauchen wir die wassergesättigten Sporangien nur in einem geschlossenen Raum über Lösungen beliebiger Stoffe unterzubringen. Dann destilliert Wasserdampf so lange aus dem Annulus zur Lösung, bis der Dampfdruck an der Oberfläche der Zellwände mit der Dampftension der über der Lösung liegenden

Luft sich ausgeglichen hat. Im stationären Zustand ist die Dampfspannung an der Oberfläche der Ringzellen gleich der des Füllwassers: nur solange die Verdunstung kräftig ist, kann die Zellwand trockener sein, als dem Spannungszustand des Füllwassers entspricht (vgl. oben S. 643).

Auf dem Boden kleiner Glasschälchen mit abgeschliffenem Rand (Durchmesser etwa 30 mm, Höhe 15—20 mm) wurde ein kurzes Stück Glasstab oder Glasröhre mit Siegellack befestigt und auf den Stab mit Kanadabalsam ein Deckglas aufgeklebt, das dicht unter den Schalenrand zu liegen kam (Textfig. 4). Wurde nun in das Schälchen eine Lösung eingegossen, auf das Deckglas eine Anzahl wassergesättigter Sporangien gebracht und dann auf den mit Vaselin bestrichenen Schalenrand eine dünne Glasplatte luftdicht aufgelegt, so konnten die Annuli noch bei mittelstarker Vergrößerung bequem beobachtet werden. In den Schälchen stellt sich rasch der der Lösung zukommende Dampfdruck her und die Sporangien deformieren sich bei geringer Luftfeuchtigkeit rasch, bei höherer langsamer, bis zur Erreichung des Gleichgewichts.

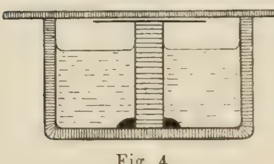


Fig. 4.

Über Rohrzuckerlösungen ist die Deformation, wie zu erwarten, ebenso groß wie in ihnen; Fig. 10, Taf. IX stellt Sporangien von *Filix mas* in der stärksten Zuckerlösung dar, Fig. 14, Taf. IX darüber. Salzlösungen geben mit der zweiten Methode stärkere Krümmung als mit der erst beschriebenen, wo das Permeieren des Salzes stört, außerdem bleibt die Deformation in der Atmosphäre der Schälchen konstant, sie geht nicht zurück.

Eine gesättigte Kalisalpeterlösung, deren osmotischer Druck etwas über 100 Atm. beträgt[1]), bringt die meisten Sporangien von *Filix mas* — nur mit diesen wurden die vergleichenden Beobachtungen ausgeführt, weil sie flach sind und deshalb oft auf der Breitseite liegen bleiben — zum Aufreißen und deformiert manche Ringe auch deutlich, doch nie bis zum Konkavwerden der Außenseite (Fig. 9, Taf. IX). Noch niedrigere Luftfeuchtigkeit wurde mit Kochsalzlösungen hergestellt, und zwar durch verschiedene Verdünnung einer gesättigten Lösung, nachdem ermittelt war, daß über der gesättigten Lösung die Sporangien aller drei Arten fast

1) Renner, 1912 a, S. 500.

ausnahmslos springen. Die den Lösungen zukommenden osmotischen Drucke mögen gleich beigefügt werden, die Berechnung folgt weiter unten.

$^1/_3$-gesättigte NaCl-Lösung[1]); osmotischer Druck 96 Atm. Die Sporangien reißen größtenteils auf (Fig. 5, Taf. IX) und krümmen sich ungefähr so weit wie über der gesättigten KNO_3-Lösung (Fig. 9, Taf. IX) und wie in Zuckerlösung von der Konzentration 1,12 : 1 (Fig. 1).

$^1/_2$-gesättigte NaCl-Lösung; Druck 153 Atm. Der Rücken der Sporangien wird deutlich konkav, etwa so wie in Zuckerlösung von der Konzentration 1,5 : 1. Man vgl. Fig. 6, Taf. IX (über NaCl) mit Fig. 2, Taf. IX (in Zucker).

$^4/_5$-gesättigte NaCl-Lösung: Druck 279 Atm. (Fig. 8, Taf. IX). Die Sporangien deformieren sich sehr stark, noch stärker als in Zuckerlösung von der Konzentration 2 : 1. Vereinzelte Sporangien springen nach längerem Liegen im Schälchen; die Fig. 8, Taf. IX zeigt ein solches geschlossenes Sporangium.

0,9-gesättigte NaCl-Lösung; Druck 323 Atm. Alle Sporangien springen.

Man sieht, wie die Stärke der Deformation wieder mit der Konzentration der Lösung ganz regelmäßig zunimmt und wie über den Salzlösungen die Krümmung des Annulus ebenso stark ist wie in Zuckerlösungen von der gleichen osmotischen Energie.

Die Grenzwerte der Spannung vor dem Springen, die uns am meisten interessieren, liegen bei den beiden anderen untersuchten Arten noch höher als bei *Polystichum filix mas*. Über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung springen nämlich die Sporangien von *Scolopendrium* und von *Pteris quadriaurita* (lebende wie gekochte) nur zum Teil. Sogar über NaCl 0,95-gesättigt (osmotischer Druck 350 Atm.) bleiben von *Scolopendrium* noch immer manche Sporangien ungesprungen. Noch nach $1^1/_2$ Tagen führen diese Sporangien, wenn der Deckel vom Schälchen abgenommen wird, Springbewegungen aus, wenn auch unvollkommene (vgl. unten). Selbst über gesättigter

1) D. h. eine Lösung, die aus 1 Volumteil gesättigter Lösung und 2 Teilen Wasser hergestellt ist. Der Salzgehalt, auf 100 g Wasser bezogen, ist deshalb nicht genau gleich dem dritten Teil des Gehalts der gesättigten Lösung, und die unten angegebenen Werte für den Salzgehalt (S. 662) und für den osmotischen Druck stimmen nur angenähert. Das ist aber ohne Belang, weil der Grenzwert der Spannung erst mit der gesättigten Lösung erreicht wird und der Grad der Deformation durch geringe Unterschiede des osmotischen Drucks nicht beeinflußt wird.

NaCl-Lösung (osmotischer Druck 368 Atm.) wurden unter sehr zahlreichen Sporangien von *Scolopendrium* nach $1^1/_2$ Tagen einmal ganz wenige deformiert gefunden, die beim Zutritt trockner Luft sprangen. Die Schälchen wurden bei diesen Grenzbestimmungen in Schachteln mit Watte eingepackt, um Temperaturunterschiede zwischen verschiedenen Teilen des Schälchens und rasche Temperaturschwankungen zu vermeiden: es hatte sich nämlich gezeigt, daß bei Zuckerlösungen von wenigen Prozenten die Deckplatten der frei auf dem Tisch stehenden Schälchen sich mit Wasser beschlugen, also kälter waren als die Flüssigkeit.

Werden deformierte Sporangien durch Abheben des Deckels vom Schälchen der trocknen Luft ausgesetzt, so schreitet die Deformation weiter bis zum Springen. Über $^1/_3$-gesättigt NaCl und über gesättigt KNO_3 erfolgt normales Springen noch, wenn die Sporangien 6 Tage lang deformiert gelegen haben; ob nach noch längerer Zeit, wurde nicht untersucht. Bei den höheren Konzentrationen (von $^1/_2$-gesättigt NaCl aufwärts) springen die Annuli nicht mehr, wenn die Zwangslage einen Tag gedauert hat. Beim Öffnen des Schälchens machen sie nur kleine ruckförmige Bewegungen, bei denen die Deformation um einen geringen Betrag vermindert wird. Fig. 7 stellt einige Sporangien von *Scolopendrium* dar, die erst $1^1/_2$ Tage über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung gelegen haben und dann der trockenen Luft ausgesetzt worden sind. Ein Sporangium ist fast geschlossen: es war augenscheinlich im Schälchen früh gesprungen. Das zweite ist noch deutlich deformiert; es war vielleicht später gesprungen. Bei den 3 übrigen, die noch sehr stark deformiert sind, ist das unvollkommene Springen erst beim Öffnen des Schälchens eingetreten. Bei diesen Bewegungen zerreißt aber die Wasserfüllung wie beim vollständigen Springen: denn wird jetzt Wasser zugegeben, so schließen sich die Sporangien, und alle Ringzellen erweisen sich von Blasen erfüllt. Durch die lang dauernde starke Deformation und Austrocknung werden also, ebenso wie bei langem Liegen in sehr konzentrierter Zuckerlösung (vgl. S. 652), die mechanischen Eigenschaften der Zellwände so verändert, daß sie die Einfaltung nicht mehr rasch auszugleichen vermögen, wenn der Widerstand des Füllwassers beseitigt ist. Einige Wochen später war die Deformation in Luft weit zurückgegangen.

Wird zu deformierten Sporangien, bevor sie zu springen vermögen, Wasser zugesetzt, so schließen sie sich rasch, doch nicht ruckförmig, ohne daß in den Ringzellen Blasen erscheinen; das

gespannte Wasser in den Zellen entwickelt natürlich hohe Saugkraft. Auch in dampfgesättigter Luft, ohne Berührung mit flüssigem Wasser, schließen sich deformierte Sporangien, freilich langsam. Feuchte Luft in der Nähe der Sporangien läßt sich in der Weise herstellen, daß man nach Abheben des Schalendeckels die Sporangien rasch mit einem Deckglas bedeckt und vom Rand her destilliertes Wasser einfließen läßt. Stellenweise bleiben dann Luftinseln, in denen unbenetzte Sporangien liegen. Die Schließbewegung wird dadurch ermöglicht, daß vom Wasser Dampf zur Annulusmembran destilliert, dort sich kondensiert und an das Lumen der Ringzellen weitergegeben wird. Das dauert so lange, bis Wasser, Membran und Füllwasser den gleichen Dampfdruck haben, d. h. bis der Annulus vollkommen wassergesättigt ist.

Die rasche Einstellung des Rings auf die jeweilige Feuchtigkeit der Atmosphäre ist am bequemsten in der Weise zu beobachten: von Schälchen, die $^1/_3$- oder $^1/_2$-gesättigte NaCl-Lösung enthalten und in denen die Sporangien noch nicht zu weit deformiert sind, braucht man nur den Deckel unter dem Mikroskop mehr oder weniger weit zu lüften und wieder dicht aufzusetzen, um das rasche Zunehmen und Zurückgehen der Krümmung zu verfolgen. Die Annuli verhalten sich ganz wie hygroskopische Körper, deren Bewegungen durch Quellung und Entquellung hervorgerufen werden. Ein Unterschied besteht ja auch nur darin, daß im Annulus die wassererfüllten Räume mikroskopisch sichtbar sind, in einem quellbaren Körper nicht. Und die Reaktionen des Rings sind auch nur durch das Vorhandensein eines quellbaren Körpers, der Zellwand, ermöglicht, denn mit Hilfe der Quellungsenergie der Wand wird die Zugspannung des Füllwassers herbeigeführt.

Die Wirkung hohen osmotischen Druckes in den Ringzellen läßt sich wieder leicht demonstrieren. Sporangien werden mehrere Tage lang in einer Salzlösung untergetaucht gehalten. Die Lösung dringt in dieser Zeit in die Ringzellen bis zum Gleichgewicht ein, und wenn jetzt die Sporangien rasch in Wasser abgewaschen und auf die Deckgläser in den Schälchen gebracht werden, so ist die Lösung in den Zellen gefangen und erniedrigt den Dampfdruck des Annulus. Die Deformation über einer gegebenen Lösung geht deshalb weniger weit als bei Sporangien, die vor dem Versuch in destilliertem Wasser gelegen haben. Annuli von *Filix mas*, die eine Normallösung von Kalisalpeter enthalten, deformieren sich über 0,9-gesättigt NaCl noch ganz kräftig, aber lange nicht bis

zum Springen (Fig. 11, Taf. IX). Sporangien, die mit $^1/_4$-gesättigter NaCl-Lösung getränkt sind, reißen über 0,9-gesättigt NaCl nur eben erst auf.

3. Die Spannungen bei Lebermooselateren.

Von den übrigen Kohäsionsmechanismen wurden nur noch die Elateren einer Jungermanniacee (*Lophozia spec.*) geprüft. Mit Einlegen in osmotisch wirksame Flüssigkeiten ist diesen Schleuderzellen nicht beizukommen, weil ihre Membranen, bezw. die unverdickten Flächen der Wand, allen geprüften Stoffen, auch dem Rohrzucker, den Eintritt ohne weiteres gestatten. Wassererfüllte Schleuderzellen führen bei Zugabe von Glyzerin oder konzentrierter Zuckerlösung keine Bewegungen aus, und in Luft gesprungene Elateren lassen in Glyzerin die Blasen in einigen Minuten verschwinden, in Rohrzuckerlösung langsamer. Daß die Elateren lösliche Stoffe enthalten, die nicht durch die Wand permeieren können, ist nach diesem Verhalten des Rohrzuckers sehr unwahrscheinlich.

Die zweite beim Farnsporangium angewandte Methode ist auch auf die Elateren anwendbar. Der Inhalt reifer Sporogone, die in 70 proz. Alkohol aufbewahrt waren und dann einen halben Tag in destilliertem Wasser gelegen hatten, wurde in den beschriebenen Schälchen auf die Deckgläser ausgestrichen.

Die Elateren einer und derselben Probe verhalten sich viel ungleichmäßiger als die Farnsporangien. Schon über gesättigter Kalisalpeterlösung springen ganz vereinzelte Zellen, die meisten bleiben tagelang zusammengedreht liegen. Über 0,8-gesättigt NaCl über Nacht liegende Elateren sind zum allergrößten Teil gesprungen, einzelne sind noch zusammengedreht und springen erst beim Öffnen des Schälchens. Sogar über 0,9-gesättigt NaCl sind nach einiger Zeit einzelne Zellen noch deformiert, die beim Abnehmen des Schalendeckels springen.

Wahrscheinlich haben bei dem kleinen Volumen der Schleuderzellen geringfügige Schwankungen der Temperatur und damit der relativen Luftfeuchtigkeit ausgiebige Wirkung. Außerdem können aber auch Unterschiede der Wandbeschaffenheit zwischen den Zellen vorhanden sein. Die orientierenden Versuche zeigen aber, daß die Spannung in den Elateren vor dem Springen von derselben Größenordnung ist wie bei den Farnsporangien.

4. Die Kohäsion des Wassers.

Im äußersten Fall ist das gespannte Wasser in den Ringzellen mit gesättigter Natriumchloridlösung im Gleichgewicht (bei *Scolopendrium*). Der osmotische Druck im Annulus ist gerade bei *Scolopendrium* sehr niedrig (vgl. S. 654), wir dürfen also den negativen Druck im Annulus vor dem Springen fast gleich dem osmotischen Druck der Kochsalzlösung setzen.

Eine bei 18° gesättigte Kochsalzlösung enthält 35,77 g NaCl auf 100 g Wasser; im Liter Wasser sind das 6,11 Mole NaCl[1]). Die Dampfspannung einer bei 0° gesättigten Lösung, die auf 100 g Wasser 35,5 g NaCl enthält, ist von Dieterici[2]) bei 0° zu 3,504 mm Hg gemessen; der Sättigungsdruck reinen Wassers bei 0° beträgt 4,620 mm Hg. Der osmotische Druck der Lösung berechnet sich aus der Dampfdruckerniedrigung nach der Formel (vgl. oben S. 622):

$$P = \frac{1000 \cdot R \cdot T}{M} \cdot \ln \frac{p}{p_1}$$

oder ungenauer

$$P = \frac{1000 \cdot R \cdot T}{M} \cdot \frac{p - p_1}{p}.$$

R ist wieder gleich 0,0821, $T = 273$ ($t = 0^0$), $M = 18$, $p = 4{,}620$, $p_1 = 3{,}504$. Danach ist der osmotische Druck der gesättigten Kochsalzlösung bei 0° 343 Atm. und bei 18° 365,5 Atm. Die bei 18° gesättigte Lösung entwickelt bei dieser Temperatur einen osmotischen Druck von 368 Atmosphären[3]). Als genau können diese Werte aber aus verschiedenen Gründen nicht gelten (vgl. Nernst; Renner 1912a). In der folgenden Tabelle (S. 662) sind einige weitere Werte, nach Dieterici berechnet, zusammengestellt und für Konzentrationen, die uns interessieren, die Werte interpoliert.

Das Wasser im Annulus hält demnach häufig eine Zugspannung von über 300 Atm. aus, ohne zu reißen, und in Ausnahmefällen einen Zug von etwa 350 Atm. Was dann beim Springen des Ringes überwunden wird, ob das die Zugfestigkeit des Wassers

---

1) Die Lösung hat die Dichte 1,2; im Liter Lösung sind also 317 g oder 5,42 Mole NaCl enthalten. Diese Zahl gibt Shull an (S. 189).

2) Aus Landolt-Börnstein, S. 360, entnommen.

3) Shull (S. 189) gibt 375 Atm. an.

ist oder etwas anderes, haben wir bis jetzt nicht erörtert. Wäre es die Zugfestigkeit, so müßten wir immer sehr nahe beieinanderliegende Werte erhalten; denn die osmotischen Drucke in den Ringzellen sind so niedrig, daß die Unterschiede zwischen diesen Drucken erst recht unbedeutend sein müssen. Wir sehen aber die Sporangien bald bei 0,8 gesättigt NaCl schon springen, bald bei gesättigt NaCl noch nicht springen; der Druckunterschied beläuft sich hier auf etwa 80 Atm. Es ist also so gut wie sicher, daß selbst mit den höchsten Spannungswerten die Grenze der Zugfestigkeit des Wassers noch gar nicht erreicht ist, ebenso wie in den Versuchen von J. Meyer.

Sättigungsgrad	g NaCl in 100 g H_2O	GM in 1000 g H_2O	Dampfdruck bei 0° in mm Hg	Osmot. Druck bei 18° in Atm.
1	35,77	6,11		368
1	35,5	6,07	3,504	365,5
0,95	33,98	5,81		350
0,9	32,19	5,50		323
	29,25	5,00	3,722	285,5
0,8	28,62	4,89		279
0,5	17,89	3,06		153
	17,50	3,00	4,125	149
0,333	11,92	2,04		96
	11,70	2,00	4,301	94

Daß der Gasgehalt des Füllwassers das Reißen bedingt, ist nicht wahrscheinlich. Es liegt deshalb nahe, bei der Verschiedenheit der Spannungen vor dem Springen an eine Wirkung der Wandbeschaffenheit zu denken. Das ließe sich etwa in der Weise prüfen, daß man ermittelte, ob jedem Sporangium seine bestimmte Springspannung zukommt. Dabei bleibt offen, ob die Adhäsion zwischen Wasser und Wand variiert, oder ob Luft von außen, bei verschiedenen Überdrucken, durch die Zellwand eindringt. Falls die negative Spannung, die in einer wassererfüllten Pflanzenzelle auftreten kann, eine Funktion der Wandbeschaffenheit ist (von der selbstverständlich notwendigen Starrheit der Wand abgesehen), hängt die Ausgiebigkeit von Kohäsionswirkungen im Pflanzenkörper von den Zellwänden ab, sie kann also bei verschiedenen Zellformen verschieden sein. Untersuchungen über

diesen Gegenstand sind schon ziemlich abgeschlossen und werden demnächst mitgeteilt werden.

Das eine ist jedenfalls durch die Beobachtungen am Farnsporangium sichergestellt, daß die Zugfestigkeit des Wassers nicht bloß ausreicht, die Anforderungen der Wasserversorgung im Sinn der Kohäsionstheorie zu decken, sondern viel größer ist. Ob aber in den Gefäßen die Kohäsion des Wassers ähnliche Werte erreicht, bleibt noch zu ermitteln.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Theoretisches.

Voll turgeszente Zellen besitzen den Dampfdruck reinen Wassers. Auf die Größe, die dem osmotischen Druck des Zellsafts entspricht, sinkt die Dampftension erst bei vollem Welken der Zelle. Bei den höchsten osmotischen Drucken, die von Pflanzengeweben bekannt sind (100 Atm.), beläuft sich die Erniedrigung der Dampfspannung auf 7 %.

Wasserverschiebung in Parenchymen ist abhängig von Unterschieden im Turgeszenzgrad der Zellen, unabhängig von Unterschieden im osmotischen Druck.

Wenn in einem ganz welken Blatt der osmotische Druck des Parenchyms P Atm. beträgt, herrscht in den angrenzenden Gefäßen eine Zugspannung (ein negativer Druck) von (P—1) Atm. In negativ gespanntem Wasser ist die Dampfspannung ebenso erniedrigt wie in einer Lösung.

Die bei der Wasserversorgung tätigen Energiepotentiale im Pflanzenkörper sind Potentialdifferenzen der Imbibitionsenergie, der osmotischen Energie und des hydrostatischen Drucks. Diese Potentiale entstehen durch Umformung eines Teiles des Energiepotentials, das in der Dampfdruckdifferenz zwischen Oberflächenzellen und Atmosphäre gegeben ist. Der Rest des primären Potentials bleibt allein für die Transpiration verfügbar.

Der gesamte Energieumsatz bei der Transpiration ist bei der welken Pflanze, wenn das Wasser gegen beträchtliche Widerstände zur Oberfläche gebracht werden muß, kleiner als bei der vollturgeszenten (von Regulation durch die Spaltöffnungen ist dabei

ganz abgesehen). Die bei der Hebung des transpirierten Wassers geleistete Arbeit ist viel kleiner als der durch Verringerung der Transpiration gesparten Verdampfungswärme entspricht.

Bei gleicher prozentualer Erniedrigung der Dampfspannung ist die prozentuale Verringerung der Transpiration um so größer, je höher die relative Luftfeuchtigkeit ist.

Bei hohen Filtrationswiderständen der Dampf abgebenden Membranen, also vor allem in den kutikularisierten Außenwänden der Epidermis, sinkt bei lebhafter Transpiration die Dampfspannung an der Membranoberfläche weit unter die Dampftension des Zellsafts.

2. Experimentelles.

Die Zellwände des Annulus am Farnsporangium (z. B. von *Polystichum filix mas)* sind für Rohrzucker vollkommen impermeabel. Ebenso undurchlässig sind sie für unbekannte Stoffe im Zellinnern. In den toten Ringzellen erhält sich deshalb ein gewisser osmotischer Druck. Salzlösungen dringen rascher oder langsamer ein.

In konzentrierten Rohrzuckerlösungen, die viel höheren osmotischen Druck haben als der Inhalt der Ringzellen, deformiert sich der Annulus bis zu einem von der Konzentration der Zuckerlösung abhängigen Gleichgewichtszustand. Wenn fast reines Wasser im Gleichgewicht mit einer Lösung ist, also dieselbe Dampfspannung wie die Lösung besitzt, muß das Wasser in Zugspannung versetzt sein. Die eingedellten Außenwände der Ringzellen zerren an dem Füllwasser und erzeugen, wenn das Sporangium in einer Lösung von 2 Teilen Zucker auf 1 Teil Wasser liegt, einen negativen Druck von etwa 200 Atm., ohne daß das Wasser reißt.

Werden Sporangien in einem abgeschlossenen Raum über Lösungen von Zucker oder von Salzen, demnach in einer nicht wasserdampfgesättigten Atmosphäre, untergebracht, so deformieren sie sich je nach der Feuchtigkeit der Luft, also je nach dem osmotischen Druck der Lösung, verschieden weit. Im Gleichgewicht ist die Zugspannung des Füllwassers der Ringzellen wieder gleich dem osmotischen Druck der Lösung.

Die Zugspannung, der das Füllwasser auf diese Weise unterworfen werden kann, ohne zu reißen, beträgt häufig 300 Atm. Über gesättigter Kochsalzlösung, die einen osmotischen Druck von

368 Atm. entwickelt, springen die allermeisten Sporangien. Ausnahmsweise bleiben auch über dieser Lösung einzelne Sporangien deformiert, ohne zu springen. Die Kohäsion des Wassers in diesen Zellen ist damit im äußersten Fall zu etwa 350 Atm. bestimmt.

München, Weihnachten 1914.

Literatur.

1905. H. T. Brown and Escombe, Researches on some of the physiological processes of green leaves. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 76, p. 29.

1905. H. T. Brown and Wilson, On the thermal emissivity of a green leaf in still and moving air. Ebenda, p. 122.

1908. Clapp, A quantitative study of transpiration. Bot. Gaz., 45, p. 254.

1911. Darwin and Pertz, On a new method of estimating the aperture of stomata. Proceed. Roy. Soc., Ser. B, vol. 84, p. 136.

1909a. Dixon, Transpiration and the ascent of sap. Progr. rei bot. III, p. 1.

1909b. —, Note on the tensile strength of water. Sc. Proceed. Roy. Dublin Soc. Auch in Notes from the bot. school of Trinity College, Dublin, vol. 2, p. 38.

1914. —, On the tensile strength of sap. Sc. Proceed. Roy. Dubl. Soc., vol. 14, p. 229.

1911. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot., 3, S. 209.

1912. Hannig, Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Drucks in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 30, S. 194.

1903. Hulett, Beziehung zwischen negativem Druck und osmotischem Druck. Zeitschr. f. phys. Chemie, 42, S. 353.

1913. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Auflage.

1912. Landolt-Börnstein-Roth, Physikalisch-chemische Tabellen. 4. Auflage.

1903. Livingston, The rôle of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago.

1906. —, The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. Carnegie Inst. Washington, Publ. N. 50.

1911a. —, The relation of the osmotic pressure of the cell sap in plants to arid habitats. Plant World, vol. 14, p. 153. — Kritisches Referat über Fittings Wüstenarbeit.

1911b. —, Light intensity and transpiration. Bot. Gaz., vol. 52, p. 417.

1913. —, Osmotic pressure and related forces as environmental factors. Plant World, vol. 16, p. 165.

1912. Livingston und W. H. Brown, Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves. Bot. Gaz., vol. 53, p. 309.

1908. Lloyd, The physiology of stomata. Carnegie Inst. Wash., Publ. Nr. 82.

1912. —, The relation of transpiration and stomatal movements to the water-content of the leaves in *Fouquieria splendens*. Plant World, vol. 15, p. 1.

1913. Lloyd, Leaf water and stomatal movement in *Gossypium* and a method of direct visual observation of stomata in situ. Bull. Torrey Bot. Club, vol. 40, p. 1.

1911. Jul. Meyer, Zur Kenntnis des negativen Druckes in Flüssigkeiten. Abh. d. Deutsch. Bunsen-Ges., Nr. 6.

1910. Nathansohn, Der Stoffwechsel der Pflanzen. Leipzig.

1913. Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart.

1913. Nernst, Theoretische Chemie. Stuttgart, 7. Auflage.

1892. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Abh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Bd. 18.

1897. —, Pflanzenphysiologie, Bd. 1, Leipzig.

1886. Prantl, Die Mechanik des Rings am Farnsporangium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 4, S. 42.

1906. E. Pringsheim, Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, S. 89.

1896. Reinganum, Über durch isotherme Destillation zu erzeugende Druckdifferenzen. Wiedemanns Annalen d. Physik u. Chemie, Bd. 59, S. 764.

1910. Renner. Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora, Bd. 100, S. 451.

1911. —, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora, Bd. 103, S. 171.

1912a. —, Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biolog. Centralbl., Bd. 32, S. 486.

1912b. —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 1. Der Druck in den Leitungsbahnen von Freilandpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30, S. 576.

1912c. —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. 2. Über Wurzeltätigkeit. Ebenda, S. 642.

1914a. —, Wasserversorgung der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturw., Bd. 10, S. 538.

1914b. —, Xerophyten. Ebenda, S. 664.

1914. Edith B. Shreve, The daily march of transpiration in a desert perennial. Carnegie Instit. Wash., Publ. Nr. 194.

1913. Ch. A. Shull, Semipermeability of sead coats. Bot. Gaz., 56, p. 169.

1909. Stahl, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena.

1907. Tammann, Über die Beziehungen zwischen den inneren Kräften und Eigenschaften der Lösungen. Hamburg.

1913. Ursprung, Zur Demonstration der Flüssigkeitskohäsion. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 31, S. 388.

1909. Warming, Oecology of Plants. Oxford.

Figuren-Erklärung.

Tafel IX.

Die Figuren sind sämtlich mit einem Zeißschen mikrophotographischen Apparat aufgenommen, bei aufrecht stehendem Mikroskop. Die Anpassung des Apparats als Vertikalkamera ist in den Werkstätten von Winkel besorgt worden.

Fig. 1—6, 8—11, 13, 14 von *Polystichum filix mas.*

Fig. 7 und 12 von *Scolopendrium officinarum.*

1. Sporangien in Zuckerlösung von der Konzentration 1,12 Teile Zucker auf 1 Teil Wasser; osmot. Druck 100 Atm.
2. Sporangien in Zuckerlösung 1,5 : 1; osmot. Druck 148 Atm.
3. Sporangien in Zuckerlösung 2 : 1; osmot. Druck 210 Atm.
4. Sporangien in Glyzerin gesprungen, die Ringzellen dunkel, von Dampf erfüllt.
5. Sporangien in Luft über $^1/_8$-gesättigter NaCl-Lösung; osmot. Druck 96 Atm.
6. Sporangien in Luft über $^1/_2$-gesättigter NaCl-Lösung; osmot. Druck 153 Atm.
7. Sporangien von *Scolopendrium* in trockener Luft, vorher $1^1/_2$ Tage in Luft über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung (osmot. Druck 323 Atm.)
8. Sporangien in Luft über 0,8-gesättigter NaCl-Lösung; osmot. Druck 279 Atm.
9. Sporangien in Luft über gesättigter KNO_3-Lösung; osmot. Druck über 100 Atm.
10. Sporangien in Zuckerlösung 2 : 1; osmot. Druck 210 Atm.
11. Sporangien mit einer Normallösung von KNO_3 getränkt, dann in Luft über 0,9-gesättigter NaCl-Lösung.
12. Sporangium von *Scolopendrium* nach mehrstündigem Liegen in Zuckerlösung 2 : 1.
13. Sporangium von *Polystichum* nach mehrstündigem Liegen in Zuckerlösung 2 : 1.
14. Sporangien in Luft über Zuckerlösung 2 : 1; osmot. Druck 210 Atm.

Beiträge zum Windeproblem.

Von

Hugo Miehe.

Mit Tafel X und 5 Textfiguren.

I. Einleitung.

Das Winden gehört zu den am wenigsten befriedigenden Kapiteln der Reizphysiologie der Pflanzen. Trotz zahlreicher Untersuchungen und vieler wichtiger Einzelbeobachtungen gibt es heute keine allgemein anerkannte Theorie des Windens und eine Darstellung des Windens, die sich nicht auf eine der vorhandenen Hypothesen festlegen will, muß sich etwa mit dem nackten Satze bescheiden: die Windepflanze legt sich in spiraligen Windungen um die Stütze. Gleichwohl gibt es einige ganz allgemein wiederholte Behauptungen, die als feststehend angesehen und auch vielfach als die Grundlage für theoretische Vorstellungen gewählt worden sind, wie z. B. der fast zu einem Dogma gewordene Satz, daß die Windepflanzen nicht an wagerechten Stützen zu winden vermöchten, daß am Klinostaten das Winden unmöglich sei usw.

Es war gerade die Ansicht von der Unmöglichkeit des Umwindens wagerechter Stützen, die mir nicht allgemein genug begründet zu sein schien. Ich wurde in diesem Zweifel durch manche Beobachtungen bestärkt, die ich in Java machte. Ich bemerkte oft, daß Lianen an ziemlich stark geneigten Stützen entlang wanden und eine von der ökologischen Seite ausgehende Überlegung schien jener Beobachtung entgegen zu kommen. Keimpflanzen, Einjährige und Stauden müssen möglichst rasch in die Höhe steigen, jeder andere Weg als der senkrechte ist ein Umweg für sie. Holzige Lianen hingegen breiten sich in dem Buschwerke und den Baumkronen nach allen Seiten aus und müssen es.

Da man bisher als Versuchspflanzen überwiegend Keimpflanzen bevorzugt hatte, schien es mir aussichtsreich, einmal holzige Lianen

zu untersuchen. Ich habe somit in erster Linie die mir im Botanischen Garten zu Leipzig erreichbaren holzigen Windepflanzen auf die einfache Frage hin geprüft: gibt es unter ihnen solche, die an wagerechter Stütze entlang winden können?

Die einfache Beobachtung natürlicher Situationen, wie sie die Windepflanzen im Garten darbieten, ist, wie bereits H. v. Mohl[1]) betont, trügerisch, da durch Wind, Regen, Schwere die ursprüngliche Lage von Stütze und Pflanze verändert werden kann. Man muß also die Sprosse gesondert zu passend und dauerhaft eingerichteten Stützen führen. Das geschah einfach in der Weise, daß in der Nähe der Stützen, Spaliere usw., an denen die Lianen wuchsen, Pfähle eingeschlagen und an ihnen und den betreffenden Gerüsten lange Blumenstöcke in bestimmten Lagen angenagelt oder festgebunden wurden. Neben der vorwiegend gewählten wagerechten Lage habe ich, wenn auch nicht systematisch, andere Lagen geprüft. Lebhaft wachsende Sprosse wurden dann aus dem Wirrsal des Lianendickichtes vorsichtig herausgezogen und so an den Stäben mit Bast befestigt, daß der Spitzenteil frei blieb. Die Pflanzen wurden dann sich selber überlassen und mehrere Male täglich kontrolliert.

Es war ein glücklicher Umstand, daß gleich unter den ersten Versuchspflanzen sich eine und zwar die einzige befand, welche wirklich an horizontaler Stütze sicher und dauernd zu winden vermochte. Es war *Akebia quinata*. Ich habe mich dann hauptsächlich mit diesem Objekt befaßt und werde dementsprechend mit der Mitteilung der an dieser Pflanze gewonnenen Versuchsergebnisse beginnen, indem ich die übrigen Beobachtungen später in einer mehr summarischen Form erwähnen werde.

II. Beobachtungen an *Akebia quinata*.

1. Das Winden an horizontaler Stütze.

Das Exemplar von *Akebia quinata* im Leipziger Botanischen Garten bekleidet, an einem Spalier gezogen, eine nach Westen gewandte, etwa 3 m hohe Wand. Junge, üppig wachsende Triebe wurden vom Juni bis in den August hinein an horizontale Stützen

1) H. v. Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

geleitet und etwa an der Grenze der Wachstumszone mit Bast befestigt. In allen diesen ziemlich zahlreichen Versuchen war das Ergebnis das gleiche:

Die Triebe wanden sich ganz regelmäßig und stetig um die Stäbe bis zum Ende und schritten so je nach ihrer Länge bis zu 2 m in horizontaler Richtung vor. Sie verloren die Stütze nie. Die einzige Unregelmäßigkeit, die gelegentlich, aber selten, beobachtet wurde, war die, daß der Trieb umkehrte und sich in entgegengesetzter Richtung um den Stab samt den um ihn geschlungenen unteren Teil des Sprosses wand. Doch geschah dies mit der gleichen Sicherheit wie vorher.

2. Einfluß des Lichtes.

Obwohl die Stäbe der ersten Versuchsreihe (je nach den örtlichen Verhältnissen) entweder senkrecht oder in anderen Richtungen von der Wand abgingen, die Triebe sich also unter etwas verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen befanden, so war doch während eines Teils des Tages, hauptsächlich vormittags, die Beleuchtung derart, daß sich die Windesprosse, indem sie von der Wand hinweg ins Freie wuchsen, einem Lichtgefälle entgegenbewegten. Es erhob sich somit die Frage, ob diese Lichtverhältnisse von Einfluß auf den Erfolg der Versuche wären, und damit die Notwendigkeit, die Richtung des Windens noch weiter zu variieren.

Ich ließ einen besonders langen, aus dem Spalier losgelösten Trieb so an einem Stabe wachsen, daß er von Westen her etwa auf eine Länge von 1,50 m nach dem Dunkel der Wandbekleidung fortschreiten mußte. Zwei andere wurden an Stäben befestigt, welche dicht vor der Wand parallel zu ihr gerichtet waren. Der eine Sproß mußte sich so von Süden nach Norden, der andere von Norden nach Süden bewegen. Schließlich wurde am Rande des ziemlich stumpfen Daches des Verbindungsganges, an dessen Wand unsere *Akebia* wuchs, ein Stab so angebracht, daß der an ihm befestigte Sproß von den Morgenstunden bis zum Abend von der Sonne beschienen wurde. Er wurde von Osten nach Westen orientiert.

Alle diese Versuche hatten das gleiche Ergebnis: das Winden ging in derselben Weise vonstatten, wie in den ersten Versuchen. Etwa das Winden begünstigende Beleuchtungsverhältnisse an dem

natürlichen Standorte konnten also nicht die Ursache des horizontalen Windens sein. An den Einfluß der Beleuchtung zu denken, wurde durch die Versuche von Voß[1]) nahe gelegt. Er beobachtete nämlich, daß *Bowiea volubilis* (aber nicht z. B. *Phaseolus multiflorus, Convolvulus sepium*) durch einseitige Beleuchtung dazu gebracht werden konnte, an einer um 25° über den Horizont gehobenen Stütze zu winden, was sie unter gewöhnlichen Lichtverhältnissen nicht vermochte. Wenn auch kein Versuch mit streng allseitiger Beleuchtung angestellt wurde, so glaube ich doch auf Grund der oben angeführten Experimente mit ziemlicher Sicherheit den Einfluß des Lichtes aus dieser Diskussion ausschalten zu dürfen (siehe aber S. 683 u. 686).

Es lag in diesem Zusammenhange nahe, zu prüfen, wie die Pflanze in horizontaler Richtung bei vollständigem Lichtentzuge winden würde. Der einzige zu diesem Zwecke angestellte Versuch, in welchem ich einen Trieb in einer Tonröhre entlang wachsen ließ, verlief nicht ganz befriedigend, da sich die Dichtung später als nicht zureichend erwies. Ein Winden war nicht eingetreten: doch möchte ich auf diesen Versuch kein Gewicht legen.

3. Der Verlauf des horizontalen Windens im einzelnen.

Nachdem die Tatsache festgestellt war, daß ein dauerndes und normales Winden auch an horizontaler Achse möglich ist, schien es mir wichtig, die Einzelheiten dieses Vorganges so genau wie möglich zu verfolgen. Zu diesem Zwecke beobachtete ich dauernd die Bewegungen des Gipfelteiles sowie vermittels aufgetragener Tuschemarken die Drehung des Triebes.

Die fortlaufende Beobachtung der schlingenden Spitze wurde durch Reihenskizzen unterstützt, die über längere Zeiträume hin die einzelnen Phasen festhielten. Ich bediente mich dazu eines aus einer großen photographischen Kamera von Herrn Dr. Buder in sehr zweckmäßiger Weise hergerichteten Zeichenapparates. So ist unter anderen die Reihenskizze Fig. 1 entstanden. Außerdem habe ich eine Serie photographischer Aufnahmen hergestellt, die auf der Tafel X wiedergegeben sind. An der Hand dieser Tafel will ich eine kurze Beschreibung des Verlaufes des Windens geben.

1) W. Voß, Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Ztg., Bd. 60, 1902, S. 231.

indem ich in bezug auf feinere Einzelheiten auf das Studium der Bilder selber verweise.

In *I* liegt der Gipfel in Form eines mäßig gekrümmten Hakens über der Stütze, aber nicht locker, sondern er drückt leicht federnd gegen den Stab da, wo er ihm anliegt. Zwischen *II* und *III* ist die Spitze, die sich in *II* schon etwas gestreckt hatte, plötzlich über den Stab geglitten und hat sich in die Höhe gedreht und zwar, wie man z. B. durch Vergleich der Blättchen sehen kann, im Sinne einer Linksdrehung. Sie läßt sich durch die Annahme einer Rechtstorsion erklären, die infolge des Widerstandes des Stabes zu einer Spannung führte, die sich plötzlich durch das Abgleiten des Gipfels in einer entgegengesetzten Drehung ausglich. Nunmehr wendet sich der inzwischen halbkreisförmig gewordene Gipfel von *IV* bis *V* von links nach rechts, bis er bei *V* nach vorn und unten zeigt. Dann hebt sich die fast kreisförmige Schlinge, indem sie sich etwa um den Stab als Achse dreht, durchläuft bei *VI* die horizontale Ebene und wandert bei *VII* so über die Stütze, daß die Spitze dicht über den Stab streift. Sehr häufig, wie das z. B. in Fig. 1, Phase *5* u. *6* zu sehen ist, federt sie auch hier eine längere Zeit gegen den Stab, um schließlich mit einem plötzlichen Ruck darüber hinweg zu gleiten. Jetzt streckt sich, von unten her beginnend, der Gipfel mehr und mehr *(VIII* u. *IX)*, bis er bei *X* in flacher Krümmung dem Stabe aufliegt, also in eine Stellung gelangt, die der anfänglichen bei *I* entspricht. Doch sieht man jetzt deutlich die Andeutung einer langen Schraubenwindung. Hier mußte wegen der einbrechenden Dunkelheit die Serie abgebrochen werden. Wie das folgende Bild zeigt, hat sich während der Nacht die eben erwähnte lockere Schraube um den Stab gelegt, während sich der Gipfel in Form eines Halbkreises wagerecht unter dem Stabe hervor nach vorn geschoben hat *(XI)*. Dieser begann sich nun ganz ähnlich wie bei *VI* wieder hakenförmig zu heben *(XII)*, bildete wieder die sehr charakteristische Schleife, die eine Weile mit zunehmender (absolut aber nicht sehr bedeutender) Kraft gegen den Stab federt *(XIII)*, bis sie, sich weiter hebend, mit einem kleinen Ruck über ihn hinweggleitet *(XIV)*. Dann gleicht sich die Krümmung zu einem flachen Bogen aus, der sich über den Stab zu legen strebt *(XV, XVI)*. Doch mißlang dies, die Spitze ging über den Stab hinweg *(XVII)* und das Spiel mußte sich von neuem wiederholen, wie es die Stadien *XVIII–XX* zeigen. Ob in der folgenden Nacht abermals ein solches Abgleiten stattfand oder das

Stadium *XXI* die unmittelbare Fortsetzung des vorhergehenden ist, läßt sich nicht entscheiden; genug, bei *XXI* sehen wir den inzwischen stark verlängerten Gipfel auf einem Wege ähnlich dem bei *VI—X* und *XIV—XVII* zurückgelegten. Diesmal fällt er mit

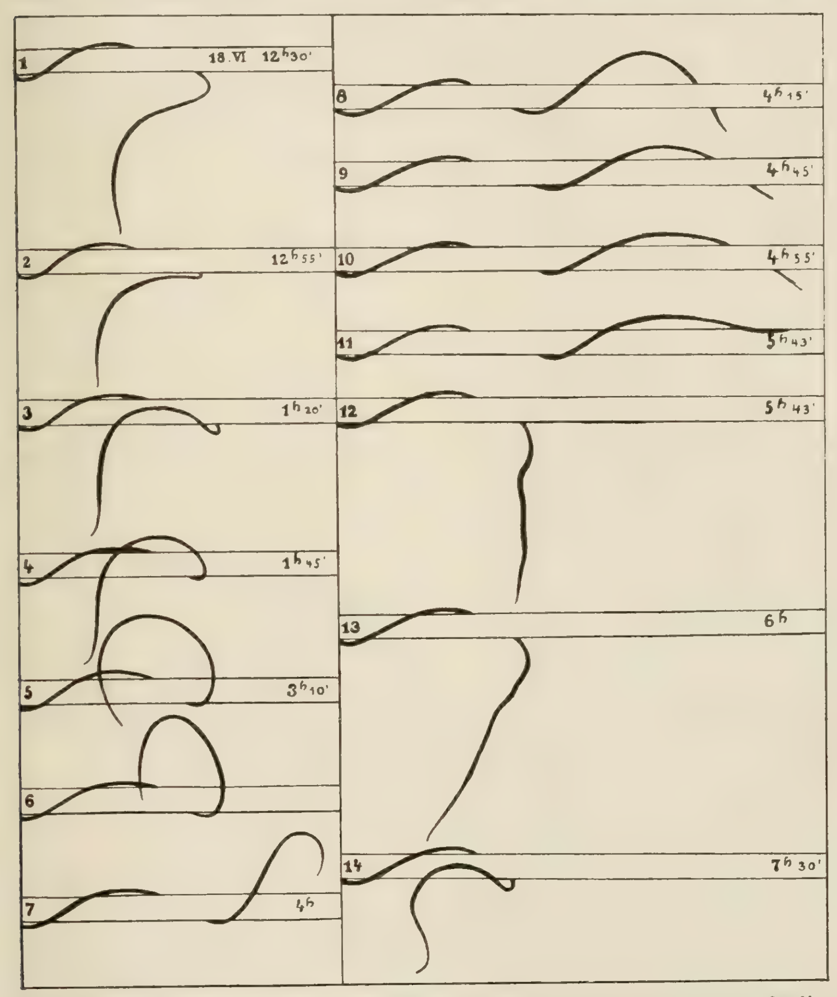


Fig. 1. *Akebia quinata,* an wagerechter Stütze windend; 14 aufeinander folgende Stadien. 5 Uhr 43 schnellt der vorher in flachem, fast horizontalem Bogen gegen den Stab federnde Gipfel über diesen hinweg.

einem ziemlich langen Bogen richtig über den Stab *(XXIII),* um dann bei *XXIV* sich wieder unterhalb hervorzuschieben, wobei wiederum eine, allerdings zum guten Teil durch den Stab verdeckte Andeutung der neuen Windung sichtbar wird.

In diesem Falle hatte also der Sproß etwa 2 Tage zur Herstellung eines festen Windeumganges gebraucht. Da ich bei anderen Exemplaren in 18 Tagen zehn, in 12 sechs, in 8 fünf Umläufe feststellte, scheint ein Zeitraum von etwas weniger als 2 Tagen das gewöhnliche zu sein. Natürlich wird dies von allgemeinen Wachstumsbedingungen abhängen.

Da die übrigen, mit der Zeichenkamera hergestellten Skizzenserien nichts wesentlich Neues bieten, so kann ich hier mich damit begnügen, auf eine von ihnen hinzuweisen (Fig. 1).

4. Die Torsionen.

Das zweite wichtige Phänomen, dem ich besondere Aufmerksamkeit zuwandte, sind die, man kann fast sagen berüchtigten Torsionen. Sie sind oft in der Literatur erwähnt, ohne daß, wie ich glaube, ihnen die gebührende Bedeutung beigemessen wurde. Ich trug in kurzen Abständen auf der konvexen Seite der Windungen und auf dem ja meist bogig gekrümmten Endteil bis zur Spitze feine Tuschepunkte auf, legte also eine Linie, deren ursprünglicher Verlauf jederzeit ziemlich gut feststellbar war, fest und verfolgte dauernd während der Bewegungen die Verschiebung der Punkte. Ich habe solche Beobachtungen immer von neuem wiederholt und in manchen Fällen über viele Stunden ausgedehnt, so daß ich alle Phasen der oben an Hand der Skizzen erläuterten Bewegung studieren konnte. Das allgemeine Ergebnis läßt sich in wenige Worte zusammenfassen. Ich vermochte immer nur eine Drehung des Stammes im entgegengesetzten Sinne des Windens zu bemerken, d. h. also, da *Akebia* ein Linkswinder ist, eine im Sinne des Uhrzeigers verlaufende Torsion[1]).

Zur Veranschaulichung lasse ich an der Hand einiger (ohne Hilfe der Zeichenkamera entworfener) Skizzen, die in Fig. 2 dargestellt sind, ein Protokoll folgen, das die Verschiebung der Marken in den einzelnen Internodien angibt. Die Internodien sind von der Basis her mit römischen Ziffern, die Knoten mit Buchstaben bezeichnet.

Beginn: 11 Uhr. Marken überall von *a* an auf der konvexen Flanke angebracht.

1) Die Ausdrücke links und rechts beziehen sich auf die Lage eines Beobachters, der von der Spitze der Pflanze nach der Basis schaut.

11 Uhr 30 Min. Die Marken sind in *III* am Überrücken auf die untere Flanke. Die Spitze ist schräg nach rückwärts gewandt.

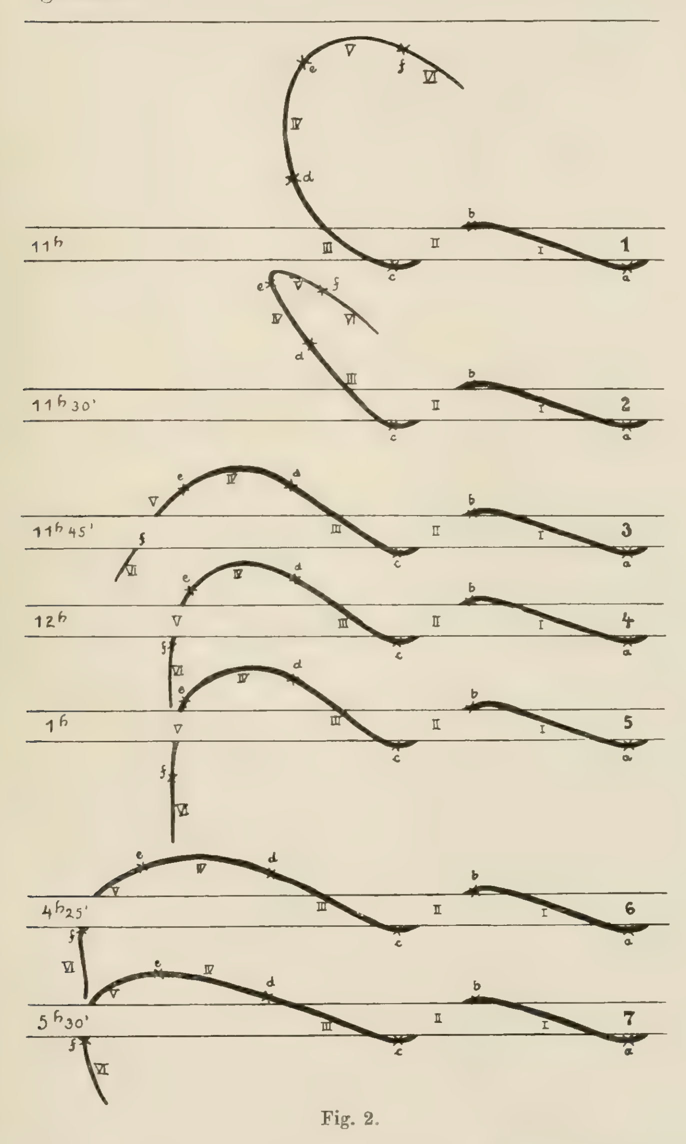


Fig. 2.

11 Uhr 45 Min. *IV—VI* folgen nach, die Marken sind im Sinne einer Rechtsdrehung weiter nach der unteren Flanke gerückt. Am stärksten in *V* und *VI*, die sich ganz einheit-

lich verhalten. *III* etwas weiter gedreht. Die Spitze schräg nach hinten.

12 Uhr 15 Min. In *IV—VI* sind die Marken auf der Seite angelangt. In *III* nimmt die Torsion gegen *c* allmählich ab. Spitze schräg nach hinten.

12 Uhr 45 Min. Nicht wesentlich verändert. In *V* und *VI* ist die Drehung etwas weiter gegangen.

4 Uhr 30 Min. *I* und *II* unverändert, wie auch vorher; *III* von *c* nach *d* zunehmend bis $^1/_4$ rechts gedreht; *IV* etwas mehr als $^1/_4$ rechts gedreht; *V* $^1/_2$ bis $^3/_4$ rechts gedreht; *VI* desgl., an der Spitze fast $^4/_4$ [1]). Die Spitze liegt locker an dem Stabe.

5 Uhr 30 Min. *I* und *II* unverändert. *III* etwas über $^1/_4$; *IV* bis $^1/_2$, *V* $^3/_4$, *VI* über $^3/_4$, oben fast $^4/_4$. Alles Rechtsdrehung. Die schräg nach hinten und abwärts gewandte Spitze liegt der Stütze federnd an.

8 Uhr. *I* und *II* unverändert. *III* $^1/_4$ bis fast $^1/_2$; *IV* $^1/_2$ bis $^3/_4$; *V* und *VI* $^4/_4$ bis $^5/_4$.

Aus diesen Aufzeichnungen geht hervor, daß die Internodien, die eben eine fertige Windung gemacht haben, d. h. also *I* und *II* eine merkliche Drehung nicht mehr zeigen. Ob bei noch genauerer Messung gegen *c* hin nicht noch eine gewisse Torsion nachweisbar ist, bleibe dahingestellt. Kräftiger werden sie in dem folgenden Internodium, *III*, d. h. in dem untersten des sich frei bewegenden Gipfels. Internodium *IV* ist noch stärker gedreht und in den beiden Spitzeninternodien sind die Marken während der 9 Stunden gar um den ganzen Stamm gewandert. Dabei zeigt sich aber ein auffallender Unterschied. Während in den unteren Internodien *III* und *IV* die Marken entsprechend einer allmählich zunehmenden Torsion eine spiralige Linie beschreiben, zeigt die Spitzenregion gewöhnlich eine im wesentlichen ziemlich gemeinsame Verschiebung der Marken.

5. Werden auch Stützen umwunden, die unter den Horizont geneigt sind?

Da *Akebia quinata* so sicher an wagerechter Stütze zu winden vermochte, erhob sich die Frage, ob und bis zu welchem Grade

---

1) Inwieweit immer eine wirkliche Drehung vorliegt, wollen wir hier unerörtert lassen. Hier ist nur der Kürze halber dieser Ausdruck für jede seitliche Verschiebung der Marken gebraucht.

auch unter den Horizont geneigte Stützen umwunden werden können. Ganz leichte Neigungen unter den Horizont, wie sie sich bei meinen Versuchen gelegentlich unabsichtlich herstellten, beeinträchtigten das Winden nicht. Als ich aber einen Stab, an dem ein Sproß bisher 6 normale Windungen ausgeführt hatte, aus seiner wagerechten Lage um etwa 15° senkte, vermochte der Trieb nicht mehr zu fassen, sondern entwickelte sich zu einer jener langen Peitschen, wie sie überall aus dem Spalier heraushängen. Dementsprechend wurden auch senkrecht nach abwärts gerichtete Stäbe nicht umwunden.

6. Sind die Triebe von *Akebia* durch Berührung reizbar?

Auch diese Frage läßt sich ganz kurz beantworten. Ich rieb freie aus dem Spalier hervorragende Triebe mit einem Hölzchen und wiederholte diese Behandlung in bestimmten Zeiträumen. Eine Krümmung im Sinne der Reizung war nie zu beobachten. Ebensowenig bemerkte ich einen Erfolg, als ich den Gipfel eines aufrecht windenden Sprosses so an seiner Stütze in die Höhe schob, daß die Spitze bis zur ersten sich anlegenden Windung über das Ende des Stabes hinausragte, und dann einen Stab von Zeit zu Zeit in die Spirale steckte und auf und ab bewegte. Das Ende streckte sich in der üblichen Weise gerade.

7. Winden an aufrechter Stütze.

Obgleich die Beobachtung des Windens an aufrechter Stütze nichts wesentlich Neues ergab, ist es doch vielleicht nicht überflüssig, zum Vergleich das Wesentliche hier mitzuteilen.

Die frei aus dem Spalier herausragenden Triebe sind ziemlich gerade bis zu dem Gipfel, der etwa halbkreisförmig gekrümmt ist. Wie die Fig. 3 zeigt, bleibt dieser Haken auch beim Winden erhalten. Dieses selbst stellt sich im wesentlichen als ein Umwandern des mit seinem gekrümmten Teil der Stütze fest anliegenden Hakens um die Stütze dar, wobei sich der Bogen kontinuierlich höher schiebt, aber als Bogen bestehen bleibt. Gelegentlich kann sich aber auch das Ende mehr oder weniger heben, so daß es zeitweilig wagerecht liegt oder sich sogar noch etwas höher aufrichten kann. Doch sind diese Streckungen nur selten und vorübergehend; vor allem erfolgen sie nicht in regelmäßigen Rhythmen oder überhaupt

notwendig nach einer gewissen Zeit. Bei vielen dauernd beobachteten windenden Sprossen traten sie während der Zeit der Beobachtung überhaupt nicht ein. *Akebia* „greift" also sicher nicht im Schwendenerschen Sinne.

Tuschepunkte, die auch an den aufrecht windenden Sprossen angebracht wurden, ließen in ihren allmählichen Verschiebungen auch hier ausnahmslos erkennen, daß sich der Sproß nach rechts, d. h. also im entgegengesetzten Sinne der Windebewegung dreht.

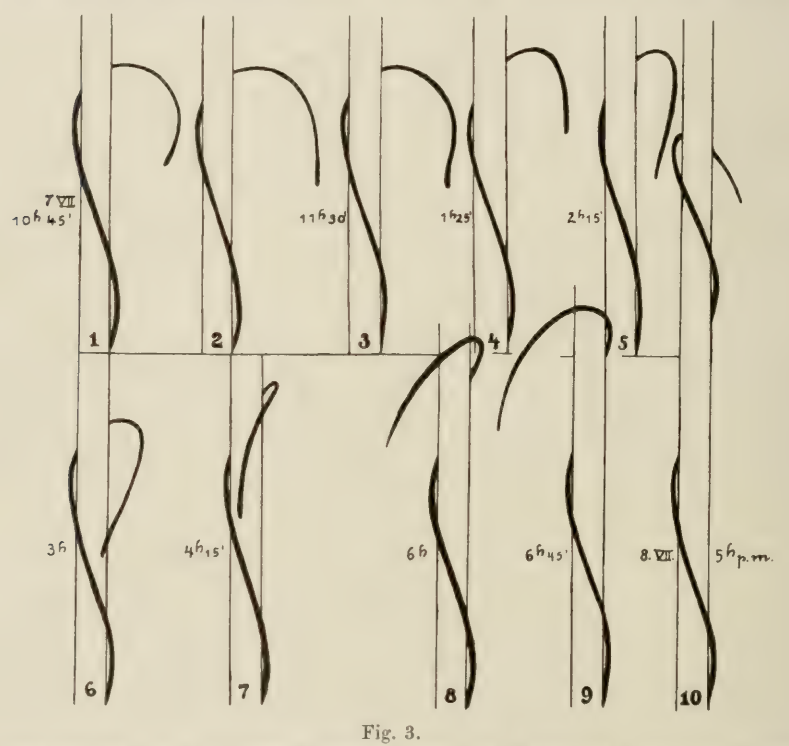


Fig. 3.
Akebia quinata, 10 aufeinander folgende Stadien des Windens an aufrechter Stütze.

Auch die Verteilung der Drehung entsprach ganz der bei den wagerecht windenden Exemplaren. Von der ersten fest angelegten Windung an wuchs die Torsion innerhalb 24 Stunden in allmählich zunehmendem Maße bis etwa zu der dem Stabe anliegenden Zone auf $^3/_4$ an. Das äußerste Endstück war wieder einheitlich, und zwar auch um $^3/_4$, gedreht, doch begann hier wenigstens bei dem diesen Angaben zugrunde liegenden Protokoll die Drehung später als bei dem basalwärts anschließenden Stücke. Dieses, d. h. also

das der Stütze bogig anliegende Stück, zeigte am frühesten eine Verschiebung der Marken.

Schließlich muß ich hier noch auf eine Beobachtung aufmerksam machen, die nach der durch die Torsion bewirkten Spannung zu erwarten ist, die ich aber in der Literatur nirgend betont fand. Der überhängende Gipfelteil liegt nämlich mit seinem bogigen Teil der Stütze federnd an. Zieht man den Bogen in der Ebene seiner Krümmung zur Seite, so schnellt er in dem Augenblick, wo die Spitze von der Stütze abgleitet, wie ein Uhrzeiger herum, und zwar im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers, d. h. gleichsinnig mit der Windebewegung und gegenläufig gegen die Torsionsrichtung. Eine Drehung von etwa 45° kann so ganz leicht erreicht werden, gelegentlich sogar etwas mehr. Ich kann aber hier gleich einschalten, daß die ebenfalls hakig gebogenen Gipfel von *Dioscorea*-Arten, deren äußerst geschwind wachsende Triebe sich sehr kräftig auf ein der längeren Wachstumszone entsprechendes größeres Stück torquieren, sich sogar über 90° zurückdrehten, wenn sie in der oben angegebenen Weise von der Stütze losgelöst wurden.

Wenn wir die Fig. 1 und die Taf. X mit Fig. 3 vergleichen, so fällt sofort die viel größere Länge des in Bewegung befindlichen Gipfelteiles und sein viel lockerer Anschluß an die Stütze bei den wagerecht windenden Sprossen auf. Während an senkrechter Stütze sich der Sproß, ihr dicht anliegend, kontinuierlich emporschiebt, ist an der wagerechten Stütze zeitweilig der gesamte in Windebewegung begriffene Gipfelteil weit von ihr entfernt. Ferner ist die Kompliziertheit der Stadien auffallend gegenüber dem einförmigen Bilde, das sie am aufrechten Stabe bieten. Der Hakenkrümmung des Gipfels, die hier, von gelegentlichen Hebungen abgesehen, immer beibehalten wird, stehen dort viel mannigfaltigere Formen gegenüber. Bald ist der Gipfel in flachem Bogen gestreckt (Taf. X, *X*), bald in ziemlich scharfem Knick basalwärts gekrümmt *(VII)*, bald in flacher Spirale gebogen *(XVIII)* usw. Auch verdient die regelmäßig auftretende vorbereitende flache Spiralkrümmung am Stabe, auf die ich bereits früher (S. 673) aufmerksam machte und die z. B. bei *X* gut zu sehen ist, Erwähnung. Schließlich ist das zum Teil mit den oben besprochenen Besonderheiten zusammenhängende häufige Abgleiten von der Stütze bemerkenswert, das beim aufrechten Winden nur ganz selten einmal (z. B. bei Wind und an zu dicken Stützen) eintritt. Trotzdem ist, wie noch einmal betont werden mag, das Ergebnis hier wie dort das gleiche: feste, straff anliegende

Windungen. Leider habe ich bisher versäumt, Angaben über die Zeitdauer der Windungen und ihre durchschnittliche Höhe beim aufrecht klimmenden Sproß zu sammeln und sie mit den entsprechenden Daten bei den wagerechten zu vergleichen. Auffallend ist aber ein etwa vorhandener Unterschied sicher nicht.

8. Klinostatenversuche.

Von besonderem Interesse ist die Frage, wie sich *Akebia* am Klinostaten verhält. Die Versuche machten insofern besondere Schwierigkeiten, als ich gezwungen war, an den Trieben des Freilandexemplars zu operieren.



Fig. 4.
Akebia quinata am Klinostaten. Der Pfeil bezeichnet den Beginn des Versuches.

Klinostatenversuch 1. Ich löste einen sehr kräftigen Trieb so weit wie möglich, etwa 3 m aus dem Spalier los, leitete seinen Gipfel an den Fuß eines langen, geraden und runden Holzstabes und ließ ihn zunächst ein Stück an ihm heraufklettern. Alsdann wurde von oben her ein Messingrohr von genügender Weite über den Stab und den Gipfel geschoben und etwa 50 cm unterhalb desselben mit Gips angefüllt. Auf diese Weise war der Sproß an dieser Stelle unverrückbar und ohne irgend welche Verletzung mit dem Stabe verbunden. Darauf wurde (vgl. Fig. 4) das obere Ende des Stabes in die Klemmschraube des Klinostaten eingeführt und befestigt, während das untere Ende an der Stelle des Messingrohr-Gipsverbandes auf ein Lager gelegt wurde. Dies bestand aus

einem gebogenen Stück dicken Glasstabes, das mit Siegellack auf einer hölzernen Unterlage befestigt war. Über den Klinostaten war ein mit einem Schlitz versehener hölzerner Kasten gestülpt, der noch mit einem großen Stück Wachstuch eingehüllt wurde. Dieser Schutz bewahrte trotz gelegentlicher heftiger Regengüsse das Uhrwerk vollkommen vor Rost. Die ganze Apparatur wurde auf einem langen Tische genau wagerecht aufgestellt. Der über 2 m lange untere Teil des Sprosses wurde wie ein Gewinde locker an einem Pfahle aufgehangen. Die Umdrehungszeit des Klinostaten wurde mit Hilfe eines Ansatzstückes auf 3 Stunden 20 Minuten eingestellt. Da durch die Drehung der Klinostatenachse der untere Teil des Triebes gezwirnt wurde, mußte sie von Zeit zu Zeit zurückgedreht werden, um eine Verletzung zu verhüten. Dies geschah anfänglich alle 6—10 Stunden, d. h. nachdem das Uhrwerk zwei bis drei Umdrehungen vollführt hatte. Da sich aber später herausstellte, daß der basale Sproßteil ganz gut eine größere Zahl von Drehungen aushalten konnte, brauchte die Rückdrehung erst in wesentlich längeren Intervallen vorgenommen zu werden (etwa alle 15 bis 20 Stunden). Zweckmäßig war es dann, den freien Teil jedesmal etwas im entgegengesetzten Sinne zu zwirnen. An der Stelle, wo die jüngste fertige Windung in den beweglichen Gipfelteil überging, wurde an dem Stabe eine Marke angebracht. Beginn des Versuches 13. Juli 1914, mittags 12 Uhr.

Schon einige Stunden nach Beginn des Versuches zeigte sich eine auffällige Erscheinung. Die hakenförmige Endkrümmung glich sich ganz allmählich zu einem ganz flachen Bogen aus. Diese Form wurde im großen und ganzen während der Dauer des Versuches beibehalten, doch war es merkwürdig, daß zeitweilig auch einmal eine stärkere Krümmung wieder eintrat. Die Folge der starken Verflachung der Endkrümmung war die, daß die Spitze häufig von dem Stabe abglitt und dann der ganze obere Sproßteil nach unten hing. Besonders geschah dies naturgemäß, wenn er durch die Klinostatendrehung nach abwärts schaute. Doch brachte ihn dann die weitere Drehung der Achse wieder nach oben und in näheren Kontakt mit dem Stabe, so daß nie eine dauernde Loslösung statthatte.

Wie die Fig. 5 zeigt, kann auch unter Ausschaltung der einseitigen Schwerewirkung ein Winden zustande kommen. Der Sproß hatte bis zu dem am 20. Juli erfolgten Abbruch des Versuches zwei vollständige Windungen ausgeführt. Sie waren ganz eben-

mäßig und lagen dem Stabe dicht an, waren aber insofern abnorm, als sie ganz auffallend steil waren. Während die von dem Sprosse vorher angelegten Windungen etwa 10, 5, 12, 5, 12, 13 cm hoch waren, waren die beiden am Klinostaten vollendeten 18 und 19 cm hoch.

Auch während der Drehung wurden Marken am Sprosse angebracht. Dabei zeigte sich, daß die sonst ganz gesetzmäßige Rechtstorsion nicht immer scharf hervortrat, zeitweilig sogar ganz vermißt wurde. Ich bemerkte sogar zuweilen eine entgegengesetzte Torsion.

Nach dem Abbruch des Versuches wurde der Stab wieder aufrecht hingestellt. Die in den folgenden Tagen angelegten Windungen waren abnorm niedrig (2, 5, 2, 3 cm).

Klinostatenversuch 2 verlief ganz ähnlich wie der erste. Der Versuchssproß war diesmal vorher an wagerechter Stütze gezogen. Der Versuch lief vom 20. bis zum 27. Juli, während welcher Zeit wiederum zwei vollständige Windungen ausgeführt wurden. Die erste war sehr steil (19 cm hoch), die zweite mit 11 cm Umgangshöhe wesentlich kürzer. Die nach dem Versuch ausgeführten Windungen waren wiederum auffallend flach. Die Torsionen waren ebenso unregelmäßig wie oben. Desgleichen trat auch hier das öftere Loslassen ein. Dabei habe ich hier notiert, daß der abgeglittene Teil gelegentlich eine deutliche, wenn auch schwache, Schraubenwindung zeigte.

Ganz kurz erwähnen will ich nur noch einen vom 27. Juli bis zum 19. August laufenden Klinostatenversuch mit einer Topfpflanze von *Akebia*. Abgesehen davon, daß die auch hier sehr langen Windungen etwas lockerer, „unordentlicher“ als bei den vorigen Versuchen waren, ist nichts Bemerkenswertes hinzuzufügen. Höchstens verdient die Beobachtung Erwähnung, daß die unter der Wirkung der Drehung bald senkrecht von der Achse abspreizenden Blättchen zuweilen das im übrigen auch hier oft eintretende Abgleiten erfolgreich verhinderten.

III. Beobachtungen an anderen Windepflanzen.

Außer *Akebia quinata* habe ich noch eine Reihe anderer z. T. holziger, z. T. einjähriger Pflanzen oder Stauden auf ihr Verhalten an wagerechten oder schrägen Stützen untersucht. Ich gebe die Resultate in aller Kürze wieder.

a) *Periploca graeca.* An 45° geneigten Stützen winden die Sprosse sicher und elegant, an wagerechten krümmen sich die Gipfel ziemlich kräftig in die Höhe, verlieren den Anschluß und krümmen sich halbkreisförmig nach rückwärts. Nachdem dann meist die Andeutung einer Spirale sichtbar geworden ist, findet eine Geradestreckung statt, so daß schließlich ein senkrecht vom Stabe in die Höhe strebendes und am Ende die übliche hakenförmige Krümmung der freien Triebe zeigendes Sproßende resultiert.

Ein langer, ziemlich weit unten aus dem Spalier hervorkommender Trieb wurde in eine seichte Erdgrube geleitet, hier in flachem Bogen aufwärts gebogen und an einem Stabe befestigt. Nachdem dann die Grube mit Erde gefüllt war, wurde ein aus zwei Stücken zusammengekittetes Kanalrohr über den Stab gestülpt, das unten durch Anhäufelung von Erde lichtdicht an den Boden und oben mittels eines verklebten Blumentopfes ebenfalls lichtdicht geschlossen wurde.

Nach 11 Tagen zeigte sich folgendes: Die erste seither gebildete Windung war fast normal, dann folgte eine sehr steile Windung. Die folgende war ebenso steil, lag aber oben nicht mehr an. Das ganze obere Ende einschließlich der Triebspitze war fast vollkommen gerade und lag parallel neben der Stütze. Der Trieb war vollständig etioliert. *Periploca* vermag also im Dunkeln nicht normal zu winden.

b) *Celastrum scandens* erwies sich als träger Klimmer. Ein Fassen erfolgte weder an wagerechter noch an geneigter Stütze.

c) *Menispermum canadense*, in zwei Exemplaren untersucht, vermochte an wagerechter Stütze nicht zu winden, die Sprosse krümmten sich rasch aufwärts. Dagegen klommen die Pflanzen an Stützen, die 45 und sogar 30° über den Horizont gehoben waren, gut hinauf. Dabei war es sehr merkwürdig, daß bei dem einen Exemplar (einer erwachsen kahlen Sippe) die jüngste Spirale sehr häufig oberhalb des Stabes angelegt und erst nachher durch weitere Drehung der tieferen Partie um die Stütze geschoben wurde.

d) *Wistaria sinensis* sowie e) eine nicht näher bezeichnete *Aristolochia* des Gewächshauses stiegen sehr elegant noch an um 35° gehobenen Stützen hinauf, versagten jedoch ganz an wagerechten.

f) *Phaseolus multiflorus*, Freilandexemplar. Anfänglich überwand die Feuerbohne noch eine Neigung von etwa 35° gut, später jedoch, nach 8 Tagen, verlor der Trieb die Stütze und richtete sich

senkrecht auf. An wagerechtem Stabe sofort scharfe senkrechte Aufkrümmung.

g) *Apios tuberosa* verhielt sich an wagerechtem Stabe wie die Feuerbohne: 35° überwand von drei Trieben nur einer. Ob in diesem Falle die Orientierung nach Süden günstig war, lasse ich vorläufig dahingestellt.

h) *Humulus Lupulus* krümmte sich von wagerechter und um 45° gehobener Stütze sofort scharf nach oben.

i) *Dioscorea sativa,* Freilandexemplar.

Die starken Triebe kletterten an 45 Grad-Stützen leicht hinauf, vermochten jedoch horizontale Stangen dauernd nicht zu überwinden. Sie machten meist 2, einmal sogar 3 Windungen, verloren aber dann wieder die Stütze. Über die Torsionen, die hier sehr kräftig sind, habe ich folgendes notiert: Die Torsion wird zuerst sichtbar in der Zone des stärksten Wachstums, die mit der Stelle zusammenfällt, wo sich eine neue Windung vorbereitet. Sie setzt sich aber auch nach unten noch ziemlich weit fort. Nach 20 Stunden war die Verschiebung der Marken folgende: Spitze, aus den jüngsten Internodien bestehend, $^1/_1$: 2. Internodium $^3/_4$—$^1/_2$; 3. Internodium $^1/_2$—$^1/_4$; 4. Internodium $^1/_4$—0. Alles Rechtstorsion entsprechend der linksläufigen Windebewegung. Die hakenförmige Spitze schnellte, losgelöst, sehr kräftig zurück (vgl. S. 679).

Die Höhe der Windungen erleidet keine auffällige nachträgliche Veränderung.

k) *Dioscorea discolor* wurde im Gewächshause an einen straff gespannten horizontalen Draht geleitet. Sie machte meist 2 Windungen und verlor dann den Draht. Die starke Torsion ist linksläufig, die Pflanze ist ein Rechtswinder. Zurückschnellen des Endhakens sehr kraftvoll.

l) *Dioscorea reticulata* (?), die am gleichen Orte ebenfalls an horizontalem Drahte gezogen wurde, verhielt sich sehr interessant (vgl. Fig. 5). Nach 5 schönen Windungen verlor sie den Draht. Der Sproß wurde jetzt wieder angelegt (nicht angebunden) mit dem Erfolge, daß er alsbald weitere 4 elegante Windungen ausführte. Jetzt verlor der Gipfel wieder die Stütze, streckte sich gerade und machte, inzwischen stark herangewachsen, unregelmäßige Schwingungen, in deren Verlauf er abermals, und zwar diesmal spontan, mit dem Draht in Berührung kam. Er kletterte nun wieder an ihm ein Stück entlang, worauf sich das Spiel von

früher wiederholte. Es dauerte aber jetzt länger, bis er wieder „faßte". Es folgten dann 4 Windungen und nach einer geringen, sich durch ein kurzes, gerades Stück dokumentierenden Unterbrechung noch 4 weitere. Jetzt, d. h. nach 30 Tagen, wurde der Versuch abgebrochen.

m) *Hoya carnosa* machte im Gewächshause an wagerechter Stütze 2 sehr lange Windungen, worauf der Gipfel mit einer kräftigen Rechtsdrehung von der Stütze abschnellte. *Hoya* windet links. Nähere Untersuchung scheint erwünscht.

Die eben mitgeteilten Beobachtungen lassen sich dahin zusammenfassen, daß keine Pflanze wie *Akebia* imstande ist, dauernd wagerechte Stützen zu umschlingen, daß aber etliche insofern eine Art Übergang zu *Akebia* bilden, als sie 2, 3, sogar 4 bis 5 normale Windungen an horizontaler Achse ausführen können.

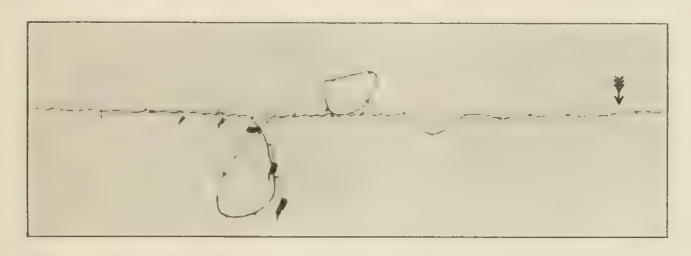


Fig. 5.
Dioscorea reticulata, nachdem sie 30 Tage an wagerechtem Draht geklettert war. Der Trieb ist abgeschnitten photographiert; die großen Blätter sind vorher entfernt. Der Pfeil bezeichnet den Versuchsbeginn.

Allgemeiner ist die Fähigkeit verbreitet, Neigungen von 45° zu überwinden. Mit Ausnahme des Hopfens, der ganz, und von *Phaseolus* und *Apios*, die teilweise versagten, erwiesen sich alle Versuchspflanzen als dazu befähigt.

IV. Kurze Zusammenfassung und Erörterung.

Eine an die Literatur anschließende, ausführliche theoretische Diskussion der oben mitgeteilten Beobachtungen wurde durch den Krieg vereitelt, der den Verf. bald zum Heeresdienste rief. Die folgenden Bemerkungen mögen daher als vorläufige Betrachtungen aufgefaßt werden, die durch weitere experimentelle und theoretische Studien Vertiefung, Erweiterung, wahrscheinlich sogar Korrektur erfahren müssen.

Das Problem ist: mit welchen Mitteln erreicht die Windepflanze die feste, pressende, schraubige Umschlingung der Stütze.

Daß es ein eigenartig gelenkter Wachstumsvorgang ist, ist allgemein anerkannt. Bei weiterer Analyse scheint man mir von zwei Seiten auszugehen. Die einen heften den Blick auf die merkwürdige kreisende Bewegung des freien Gipfels und fassen das Umschlingen als das direkte Resultat des Umstandes auf, daß diese Zirkumnutation an der Stütze einen Widerstand findet. Die anderen suchen die in fortschreitenden Spiralen erfolgende schlingende, würgende Bewegung zu verstehen und vernachlässigen das Kreisen der freien Peitschen entweder ganz oder betrachten es als eine abgeleitete, durch die besonderen Bedingungen des Nichtfassens gegebene Erscheinung.

Ich neige der letzten Auffassung zu. Beide Prozesse hängen natürlich zusammen, aber das Kreisen muß durch die Windebewegung aufgeklärt werden, nicht umgekehrt. Auch die für die letzte Auffassung ins Feld geführte biologische Funktion scheint mir sehr überschätzt zu werden. Eine direkte Folge des Kreisens kann jedenfalls das Schlingen nicht sein: das sieht man schon daran, daß ja viele freie Umläufe erst auf eine Windung kommen.

Was das Sichherumlegen der Sprosse angeht, so darf man wohl auf Grund unserer Versuche hinter die Theorie, daß dies ein geotropisch geleiteter Vorgang ist, ein Fragezeichen machen. Allerdings zunächst mit einiger Wahrscheinlichkeit nur bei *Akebia quinata*. Ob man die Theorie für die übrigen Pflanzen beibehalten will, ist eine Meinungssache. Man würde sie aber auch ebenso gut vom Standpunkte der *Akebia* aus in gleichem Sinne beurteilen können. Damit ist nicht gesagt, daß die Schwerkraft überhaupt nicht als wirkender Faktor in das Winden eintritt. Zur Vorsicht nötigt nämlich der Ausfall der Klinostatenversuche, die zwar eine Art Winden zeigten, jedoch ein abnormes. Ich suche den Grund dafür in der weitgehenden Geradestreckung des normal gekrümmten Gipfels, die das sichere Fassen vereitelt. Es muß aber nicht die ausgeschaltete einseitige Schwerewirkung sein, die diesen Erfolg hat. Auch die einseitige Lichtwirkung war in meinen Versuchen aufgehoben, und daß in der Dunkelheit Aufrichtung des Gipfels eintritt, lehrte ja das Verhalten von *Periploca*. Hier hätten erneute Versuche einzusetzen (einseitige Beleuchtung von der Spitze am Klinostaten [1]).

[1] Voss (a. a. O.) hat schon ähnliche Versuche gemacht. Wurde *Bowiea volubilis* an wagerechter Klinostatenachse von vorne her beleuchtet, so machte sie in 6 Tagen

Ich bin geneigt, der hakenförmigen Überkrümmung eine besondere Bedeutung zuzuschreiben, selbst dann, wenn sie nicht überall so ausgeprägt ist, wie bei *Akebia* und vielen anderen Objekten. Sie scheint mir mit dem zweiten Faktor zusammenzuwirken, der das Winden ermöglicht, nämlich der stark entwickelten Torsion, die die Schlingpflanze als eine besonders gesteigerte Eigenschaft auszeichnet. Die energische gegenläufige Torsion des Stammes kann nur dann zu einem, und zwar sehr straffen Umschlingen führen, wenn die Spitze gekrümmt oder wenigstens nicht vollkommen gerade ist. Man kann sich diesen Prozeß durch folgenden Versuch anschaulich machen, der natürlich nicht für den gesamten Vorgang des Windens ein Schema sein soll. Gibt man einem Gasschlauch dadurch, daß man in sein oberes Ende ein Stück Bleirohr einführt, ein Hakenende, so kann man ihn sofort in festen, bleibenden Windungen um einen Stab legen, wenn man ihn in der entgegengesetzten Richtung torquiert und um den Stab herumlegt. Das geht nicht ohne eine endständige Krümmung. Es geht auch nicht, wenn man etwa den Schlauch gleichläufig zwirnt. Löst man den Haken von dem Stabe, so schnellt er ebenso selbstverständlich zurück, wie es der Gipfel von *Akebia* oder *Dioscorea* tut und er liegt ebenso federnd vorher dem Stabe an, wie dieser. Man kann diesen Versuch mit dem gleichen Erfolge auch an einem freien Windesproß anstellen. Zwirnt man ihn in einer Richtung und legt ihn in entgegengesetzter um einen Stab, so bleiben die Windungen sofort liegen, sofern eine hakige Endkrümmung vorhanden ist. Beseitigt man diese oder zwirnt man gleichläufig mit der künstlichen Windung, so gleitet der Sproß sofort beim Loslassen ab.

Wenn man die Taf. X und die Fig. 1 betrachtet, so könnte man zu der Vorstellung kommen, daß das Erfassen der Stütze dann eintrete, wenn der inzwischen lang genug gewordene Endteil nach geotropischer Aufkrümmung mit Hilfe der jetzt ebenso wie in aufrechter Lage verlaufenden Kreisbewegung an den Stab stößt. Doch wird man bei näherer Überlegung und Berücksichtigung der sämtlichen Stadien bald finden, daß damit weder ohne weiteres das horizontale Winden auf das vertikale zurückgeführt worden ist, noch allein auf diesem Wege verständlich gemacht werden kann.

---

zwei volle, fest anliegende Windungen unter antidromer Torsion. Bei seitlicher Beleuchtung fand jedoch kein Winden statt.

Ich möchte also folgende Auffassung des Windevorganges zur Diskussion stellen: Der Gipfel ist, wahrscheinlich aitiogen, übergekrümmt und hält sich dauernd in dieser Form, indem stets die obere Flanke stärker wächst. Durch autonome Torsion des Stammes, die in der Zone des stärksten Wachstums am energischsten ist, entsteht eine Spannung, die das Hakenende federnd gegen die Stütze drückt und es an ihr beim Wachstum emporgleiten läßt. Durch den Widerstand des Hakenendes wird gleichzeitig die spiralige Krümmung der nächst tieferen Partie eingeleitet, die sich dann an die Stütze anlegt und schließlich durch Wachstum fixiert wird.

Ein solches Winden würde an wagerechter Achse ebenso gut vonstatten gehen, wie an aufrechter, vorausgesetzt, daß zwei Umstände nicht hindernd eingreifen, nämlich eine länger dauernde Geradestreckung des Gipfels und zweitens starker negativer Geotropismus. Das erstere tritt nun tatsächlich bei *Akebia* nicht ein, obwohl zeitweilige Streckungen stattfinden und dann Abgleiten herbeiführen. Was das zweite Moment anlangt, so ist es meines Erachtens hauptsächlich dafür verantwortlich zu machen, daß bei den meisten Windepflanzen die wagerechte Stütze bald verlassen wird. Erfolgt die negativ-geotrope Aufrichtung rasch und energisch, so verliert die Pflanze die Stütze, ist die Reaktion träge und schwach, so geschieht dies nicht, oder wenigstens nur vorübergehend und unvollkommen, so daß der Fortgang des Windens nicht gestört wird[1]). Es ist sogar denkbar, daß bis zu einem gewissen Grade der negative Geotropismus günstig wirkt, indem er (indirekt durch Herstellung bestimmter Lichtrichtung oder direkt?) zeitweilige stärkere Einkrümmung des Endes bewirkt. Schließlich sei wieder betont, daß diese Überlegungen zunächst nur für *Akebia* gelten sollen. Es ist sehr wohl denkbar, daß sich verschiedene Pflanzen verschiedener Mittel beim Winden bedienen.

Es darf nicht verhehlt werden, daß manche Phasen des wagerechten Windens dieser Auffassung noch Schwierigkeiten bereiten. Vor allem würde es aber notwendig sein, von dem hier vorgetragenen Standpunkte aus das Herumschwingen des nicht fassenden Gipfels zu verstehen. Es ergeben sich da recht bedeutende Schwierigkeiten, die ich in vollem Umfange anerkenne und über die ich bisher nicht zu einer bestimmten Ansicht kommen konnte.

---

1) Auch die Torsion könnte modifizierend eingreifen, indem sie die Wirkung der Schwerkraft abschwächt.

Über Ionenaufnahme.

Von

E. Pantanelli.

I. Einleitung.

Erscheinungen, welche nur auf einer ungleichen Ionenaufnahme beruhen können, sind bei der Salzaufnahme durch Pflanzenorgane längst bekannt. Die Wasser- und Sandkulturen zeigen alltäglich, daß mindestens drei solche Erscheinungen allgemein aufzutreten pflegen:

1. Aus der gebräuchlichen Knop-Pfefferschen Nährlösung nehmen die Wurzeln das Nitration schneller als K- und Ca-Ionen auf, so daß die Nährlösung bald alkalisch wird: später werden auch K und Ca absorbiert, wodurch eine neutrale oder auch schwach saure Reaktion wieder hergestellt wird. Liefert man $NaNO_3$ an Stelle von KNO_3, so tritt die Alkalibildung noch schärfer hervor: da das Na-Ion von den meisten Sandpflanzen nicht oder wenig absorbiert wird, so kann die Alkaleszenzsteigerung der Nährlösung bis zum Notleiden und Sterben der Pflanzen führen (Knop, 1862: Krüger, 1905—1910; Mazé, 1913—1914).

2. Bei Darbietung von anorganischen Ammonsalzen wird von den meisten Pflanzen das NH_4-Ion viel schneller als das Anion aufgenommen, wodurch eine so starke Ansäuerung der Nährlösung einsetzt, daß die Pflanzen bald eingehen, sofern man durch Kreidezusatz die befreite Schwefelsäure nicht bindet (Knop, 1860—1862: Rautenberg und Kühn, 1864: Mazé, 1899: Prjanischnikow, 1901—1912: Kossowitsch 1904: Schulow, 1904—1912; Nathansohn, 1904: Nagaoka, 1904: Söderbaum, 1905; Aso und Bahadur, 1907: Ehrenberg, 1908: Hall, Gimingham und Miller, 1908; Hutchinson und Miller, 1909—1911; Pantanelli und Severini, 1910—1911; Maschhaupt, 1911: Mazé, 1913—1914). Dieselben Erscheinungen treten bei Schimmelpilzkulturen auf (Nikitinsky, 1904: Cohn und Czapek, 1906: Ritter, 1914, u. a.

3. Aus löslichen Phosphaten werden HPO_4-Ionen bis zum völligen Verbrauch innerhalb einiger Stunden absorbiert, so daß zunächst das neutrale, dann das basische Phosphat zurückbleibt und stetiger Zusatz freier Phosphorsäure notwendig ist, um die nachteilige Wirkung der Alkaleszenz zu vermeiden (Knop, 1860). K-, Mg-, Ca- und Fe-Ionen werden dabei sehr langsam, Na meistens kaum aufgenommen. Darauf beruht die chlorotische Wirkung der löslichen Phosphate bei Wasserkulturen, die von der Crone durch Benutzung unlöslicher Phosphate zu vermeiden suchte; dadurch wird eigentlich nur eine Verzögerung der Phosphataufnahme erzielt, die Chlorose hängt aber nicht von der schnellen Aufnahme des Phosphatsalzes, wie meistens angenommen wurde, sondern vom Alkalischwerden der Lösung ab.

Diese Erscheinungen deuten schon auf eine ungleiche Ionenaufnahme hin; der Einwand von Ruhland (1909), daß „diese Angaben dringend einer Nachprüfung von modernen mikrobiologischen Gesichtspunkten aus bedürfen", kann nunmehr fallen, da die Versuche von Mazé (1899 und 1913—14), Kossowitsch (1904), Hutchinson und Miller (1910—11), Severini und mir (1910—11), Schulow (1912) und die Untersuchungen an Schimmelpilzen mit sterilen Kulturen ausgeführt wurden. Ich kann sogar hinzufügen, daß bei Reinkulturen die erwähnten Erscheinungen viel schärfer hervortreten, da sich entwickelnde Mikroorganismen das normale Wahlvermögen der Wurzeln bald störend beeinflussen.

Trotz der hohen Bedeutung dieser Tatsachen für die Zellphysiologie sind entsprechende Versuche nur von Nathansohn und Meurer, Sella und mir ausgeführt worden. Die erstgenannten Forscher brachten Scheiben aus knolligen Wurzeln von *Dahlia*, *Helianthus*, *Beta* und *Daucus* in reine Lösungen eines einzigen Salzes und bestimmten die Aufnahme der einzelnen Ionen durch chemische Analyse des Preßsaftes (Nathansohn, 1903) oder der Außenlösung (Nathansohn, 1904, Meurer, 1909). Die Wurzelscheiben nahmen dabei Kation und Anion in ungleicher Menge, und zwar bis zu einer Gleichgewichtskonzentration auf, die für beide Ionen ungemein stark abweichen konnte. Nathansohn war nach dieser Feststellung offenbar beängstigt, wie die Zelle gegen die elektrostatischen Anziehungskräfte so weit arbeiten könnte, und suchte eine Erklärung in der gleichzeitigen Ausscheidung anderweitiger Ionen aus der Zelle, wodurch das Neutralbleiben der Außenlösung unter allen Umständen, und zwar regulatorisch

gesichert werden dürfte. Meistens soll es sich um die Ausscheidung von Ca- und Mg-Ionen handeln.

Gegen diese Schlüsse sind von Ruhland (1908—09) Einwände erhoben worden. Er hält die Versuchsmethode von Nathansohn und Meurer für unzuverlässig, da 1. die Salzlösung nur äußerst langsam und graduell in das Innere der Wurzelscheiben gelangt; 2. ein unbekannter Bruchteil der Lösung in den Zwischenzellräumen verbleibt; 3. die Wurzelscheiben während des Versuches eine langsam anwachsende Schädigung erfahren.

Der erste Einwand ist für unsere Frage von geringem Interesse, da der Gesamt- und Mittelwert der Aufnahme durch das graduelle Eindringen nicht beeinflußt wird; es ist nur eine Frage der Versuchsdauer. Der zweite Einwand scheint mir wichtiger, obwohl er eigentlich nur den absoluten Wert des Gleichgewichtsquotienten zwischen Preßsaft und Außenlösung, nicht das Wesen der Tatsache trifft. Der dritte Einwand ist auch zu berücksichtigen; man kann sich nicht verhehlen, daß infolge der schweren Verwundung und des submersen Lebens eine Änderung der Zellpermeabilität eintreten könnte; allerdings dürfte es sich eher um eine Zunahme als um eine Herabsetzung der Permeabilität handeln, wie es von Nathansohn gefordert wird. Daß Zufluß fremder Elektrolyte oder nicht balancierter Lösungen breite Schwankungen der Permeabilität herbeiführen kann, wurde neuerdings von Osterhout (1912) gezeigt[1]). Diese Tatsache kann aber auch zugunsten der Nathansohnschen Auffassung verwertet werden.

Die massenhafte Einströmung von Salzen in den Versuchen Nathansohns und Meurers beweist auch, daß es sich kaum um eine bloße Verteilung zwischen Protoplasma resp. Zellsaft und Außenlösung vermittels einer semipermeablen Wand (Nathansohn, 1902—1905), wohl aber um Adsorptionserscheinungen handelte, woran die Zellkolloide einen hervorragenden Anteil hatten. Diese Möglichkeit ist später auch von Nathansohn zugegeben worden (1910, S. 113). Die Natur der Objekte und das Versuchsverfahren gestatten aber nicht einzusehen, in wie weit Adsorption an toten Flächen mitspielte.

1) Beobachtungen über Salzpermeabilität waren schon früher von van Rysselberghe (1899—1901), Vandervelde (1901), Pantanelli (1905), Raciborski (1905), Lepeschkin (1909), Fluri (1910) und Lundegårdh (1911) auf verschiedenem Wege gemacht worden.

Trotz der methodischen Unsicherheit behalten die Beobachtungen von Nathansohn und Meurer als Tatsachenmaterial ihren Wert bei. Der Einwand von Ruhland, die Ca- und Mg-Abgabe sei lediglich eine von der Salzaufnahme unabhängige Folge der Beschädigung der Zelle, richtet sich eigentlich nur gegen die Beobachtung Nathansohns, daß die Zelle durch regulatorische Ionenabgabe die neutrale Reaktion der Außenlösung zu gewähren sorgt. Gegen eine ungleiche Ionenaufnahme bringt Ruhland keine eigene Beobachtung, denn der einzige nach dem Meurerschen Verfahren ausgeführte Versuch von Ruhland (1909, S. 753) bestätigt die Möglichkeit einer ungleichen Ionenaufnahme.

Auch die Möglichkeit von chemischen Umsetzungen zwischen dargebotenen und absorbierten Ionen spricht gegen eine ungleiche Ionenpenetration nicht: so lange keine Fällung entsteht und die Dissoziation nicht sehr weit zurückgeht, kann man von einer Umsetzung zwischen nebeneinander freien Ionen nicht reden.

Neuerdings spricht sich auch Osterhout (1912) für die Möglichkeit einer ungleichen Ionenaufnahme aus; er führt aber keine eigene Beobachtung an.

Schon 1909 haben Sella und ich ungleiche Absorption von Kation und Anion an Kürbiskeimlingen festgestellt. Normal absorbierende Organe eignen sich zu solchen Versuchen viel besser als Gewebestücke, wie auch die Kulturversuche von Severini und mir (1910—1911) gezeigt haben. Es wurde dabei konstatiert, daß schnell eindringende Ionen um so rascher aufgenommen werden, je stärker dissoziiert das entsprechende Salz ist; ferner, daß Ammoniumionen um so weniger schädigen, als das Verhältnis der Ammon- und Anionaufnahme sich der Einheit nähert, da die Ansäuerungsgefahr verringert wird. Das gleiche gilt für KNO_3, $NaNO_3$ und Ammoniumtartrat, deren Lösungen infolge ungleicher Ionenaufnahme bald alkalisch werden.

Seitdem haben Colin und de Rufz de Lavison (1910) die Aufnahme beider Ionen aus $CaCl_2$ und $BaCl_2$, Plate (1914) aus Mangansalzen verfolgt; dabei wurden beide Ionen im gleichen Verhältnis aufgenommen. Da aber diese Versuche, wie auch meine früheren, zu lange dauerten, so sind sie im Lichte meiner neueren Erfahrungen für unsere Frage nicht brauchbar.

Überhaupt bedurfte die ganze Frage der Ionenaufnahme einer erneuten Prüfung mit chemischen Methoden an geeigneten Objekten, wie sie wohl nur unter normal absorbierenden Organen zu

finden sind. In vorliegender Arbeit ist eine gedrängte Übersicht meiner Untersuchungen gegeben: für nähere Angaben über die Ausführung der Versuche, Methoden und Literatur muß ich auf die ausführlichere Darstellung in italienischer Sprache hinweisen.

II. Unabhängigkeit der Aufnahme von Kation und Anion.

Bei diesen Versuchen ging ich von der Vorstellung aus, daß ein Wahlvermögen nur bei ganz normalen Organen zu beobachten ist, während ein sehr mäßiger Zusatz von Anaestheticis das Wahlvermögen transitorisch, d. h. ohne irreversible Störung der mittleren (statischen, normalen, regulierten) Permeabilitätsverhältnisse des Plasmas, aufheben dürfte. Daß dieser Ausgangspunkt nicht unkorrekt war, ist neuerdings von Beobachtungen amerikanischer Forscher erwiesen: Osterhout (1913) fand, daß verdünnte Anaesthetica die elektrolytische Leitfähigkeit der Gewebe verringern: da die Erscheinung bei sorgfältigem Arbeiten reversibel ist, so sieht Osterhout mit Recht darin eine typische Narkosewirkung, während die bei längerer Wirkungsdauer oder höherer Konzentration einsetzende, irreversible Zunahme der Permeabilität auf einer von der Giftwirkung des Narcoticums bedingten, heillosen Schädigung beruhen dürfte. Höber (1907), Lepeschkin (1911) und Lillie (1911—1913) führen die Herabsetzung der Permeabilität für Salze und Farbstoffe bei der Einwirkung von Narcoticis auf die Ansammlung von Lipoiden in der Plasmahaut zurück: darauf beruht wahrscheinlich auch die von Kisch (1913) beobachtete Abnahme des Sauerstoffverbrauches bei der Narkose. Weitere Erfahrungen bezüglich eines Antagonismus zwischen Anaestheticis und Salzen verdankt man Hibbard (1913) und Krehan (1914).

Bei meinen Versuchen wurde jedes Salz unter sonst gleichen Bedingungen ohne und mit einem genau bestimmten Zusatz (0,05 %) von Chloralhydrat dargeboten.

Wird das eine Ion bei der Aufnahme bevorzugt, so läßt sich das Wahlvermögen der Zelle bei diesem Vorgange auch durch Vergleichung von Salzen nachweisen, welche ein Ion gemeinsam haben, während das andere Ion einmal ein willkommenes, das andere Mal ein nicht begehrtes ist. Darum wurden meine Versuche meistens mit solchen Salzpaaren an demselben Material gleichzeitig ausgeführt.

Die Objekte wurden derart gewählt, daß bei ihnen die wählerische Absorption von Ionen aus der Außenwelt zu einer der

normalen und ständig geübten Funktionen gehörte und eine strenge Bewachung ihres Zustandes in jedem Augenblick möglich war. Man ließ sie nur kurze Zeit in den Salzlösungen verweilen, um sekundäre Stoffwechselvorgänge möglichst auszuschalten.

Von der Verwendung reiner, unbalancierter Lösungen in destilliertem Wasser wurde Abstand genommen; Na-, K-, Li- und Mg-Salze wurden in kalkhaltigem Leitungswasser, die Salze der übrigen Kationen in Regenwasser gelöst: für Meeresalgen wurden die mit Regenwasser hergestellten Salzlösungen im Verhältnis von 1 : 10 dem Seewasser zugesetzt. Wir werden später sehen, inwieweit die Anwendung unbalancierter Lösungen die Resultate beeinflussen kann.

Die Lösungen wurden vor und nach Berührung mit dem Versuchsobjekt chemisch analysiert (Verfahren von Nathansohn [1904], Meurer, Sella und mir). Osterhout (1913) traut der quantitativen chemischen Methode nicht, da Adsorptionserscheinungen (in der Zellwand?) täuschen können, im Grunde ein von Ruhland bereits erhobener Einwand. Diese Fehlerquelle kann nur das absolute, nicht das relative Ergebnis beeinflussen, solange man nicht mit Hansteen-Cranner (1912—1914) annimmt, daß auch die Zellwand infolge eines Fettsäuregehaltes eigene selektive Permeabilität besitzt. In diesem Falle, da die Zellwand leblos ist, hätten wir, etwa wie bei der toten Samenhülle des Getreidekornes nach Brown (1909) und Schröder (1911), mit statischen Eigenschaften der Zellwand zu tun, welche vom physiologisch gelenkten Wahlvermögen des Plasmas nicht schwer zu trennen wären: ohnehin zeigen die plasmolytischen Erfahrungen aller Forscher, zuletzt von Lundegårdh (1911), daß für die meisten Salze die Zellwand der Absorptionszellen völlig permeabel ist[1]).

Die in der äußerst dünnen Zellwand der Absorptionsorgane zurückgehaltene Ionenmenge kommt nicht in Betracht; an eine Injektion der Interzellularräume mit Salzlösung ist bei unserer Versuchsanordnung nicht zu denken.

Übrigens muß man bei der Bestimmung einzelner Ionen die chemische Methode unbedingt benutzen: die von Osterhout bevorzugte, in der Tat sehr elegante und bequeme elektrische Messung zeigt nur die Summe der Ionenvariationen an.

---

1) Bei den Membranen der Torfmoose haben Baumann und Gully (zit. nach Czapek, 1913, S. 48) eine ungleiche Adsorption von Kationen und Anionen beobachtet.

Keiner unter meinen Vorgängern hat die Variationen des Volumens der Außenflüssigkeit berücksichtigt, obwohl ich bereits vor zehn Jahren (1905) gezeigt habe, daß die Wasseraufnahme durch normaltätige Wurzeln von der Salzaufnahme völlig unabhängig ist; später ist diese Beobachtung von Hansteen (1910), Pouget und Chouchak (1910 bis 1912), Schreiner und Skinner (1910), Lundegårdh (1911) und Hasselbring (1914) auf verschiedenem Wege bestätigt worden. Auch bei der Versuchsanordnung von Nathansohn[1]) und Meurer sind Veränderungen des Volumens der Außenlösung zu erwarten, welche die Aufstellung einer Bilanz der Aufnahme auf Grund der Analyse der Außenflüssigkeit illusorisch machen können.

Bei den hier zu berichtenden Versuchen wird die Wasseraufnahme oder -abgabe absichtlich verschwiegen, weil die betreffenden Erfahrungen in anderem Zusammenhang zu besprechen sein werden. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, wurde die Außenflüssigkeit am Ende jedes Versuches auf das ursprüngliche Volumen mit destilliertem Wasser zurückgebracht, wenn sie verringert war; hatte dagegen eine Wasserausscheidung stattgefunden, so wurde die entsprechende Verdünnung bei der Analysenberechnung berücksichtigt.

Die Salzlösungen wurden durch wiederholte Analyse auf die angegebene Konzentration (Anzahl Mol im Liter) eingestellt.

Die Bestimmung der einzelnen Ionen erfolgte nach den üblichen Methoden: K wurde als Chloroplatinat bestimmt, Na aus der Differenz berechnet, Li als Li_3PO_4 (in Abwesenheit von Mg und Ca) gefällt, NH_4 durch Destillation mit 0,01 Mol NaOH gewonnen, Ca als Oxalat, Ba als Sulfat, Mg als $MgNH_4PO_4 \cdot 6$ aq, Zn, Mn, Fe, Cu, As als Sulfide, Al als Phosphat abgeschieden, Cl, Br, J und CN mit $AgNO_3$ titriert, NO_3 durch Überführung in NO nach der Schulze-Wagnerschen Methode gewonnen, HPO_4 mit Magnesiamixtur, Weinsäure mit Bleiessig, Oxalsäure mit $CaCl_2$ gefällt. Jede Lösung wurde vor und nach dem Versuche analysiert. Bei der ungeheuren Anzahl von Bestimmungen wurde ich von meiner Frau Enrica eifrig unterstützt.

a) Versuche mit Süßwasserpflanzen.

Ich benutzte eine submers lebende *Elodea canadensis*, und eine oberflächlich schwimmende Wasserpflanze, *Azolla caroliniana*. Die erstere dürfte gelöste Stoffe durch ihre Gesamtoberfläche, besonders bei jüngeren Sprossen, aufnehmen (vgl. Snell, 1907), die letztere besitzt zahlreiche Wurzeln, welche, wie das Verhalten zu Farbstoffen zeigt, die Hauptrolle bei der Aufnahme spielen.

Von *Azolla* wurden soviel Pflänzchen auf die Lösung sorgfältig gelegt, als es der Raum der benutzten Doppelschale mit 250 ccm Flüssigkeit gestattete; von *Elodea* wurden je 10 g frische, 5 cm lange Sproßspitzen mit vernarbter Schnittwunde in 250 ccm Lösung getaucht. Der Versuch dauerte in jedem Falle 2 Stunden. Um Raum zu ersparen, führe ich nur die Ergebnisse der Versuche mit *Azolla* an. *Flodea* wurde nur in Lösungen von $CaCl_2$, $BaCl_2$, K_2SO_4 und $(NH_4)SO_4$ geprüft, da die Gegenwart der Luftkanäle im Stengel die absoluten Angaben unsicher machen konnte. Die Resultate deckten sich übrigens mit den von *Azolla* bis auf einige Einzelheiten.

Es werden hier, wie bei den folgenden Objekten, nur Versuche mit gleichen oder sehr nahen Konzentrationen angeführt (Tab. I).

---

1) Bei einigen Versuchen an *Codium* (1902) hat Nathansohn die Wasseraufnahme berücksichtigt.

Tabelle I.

Azolla caroliniana. 250 ccm. 2 Stunden. Temp.: 16—18°.

Salz	Konzentration Mol.: Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
$CaCl_2$ . .	0,05	0,26	0	—	0,27	0	—	0,5
$BaCl_2$ . .	0,05	0	0	—	0,039	0,34	0,12	0,5
KNO_3 . .	0,05	1,89	0,91	2,07	1,25	0,4	3,14	1
$Al(NO_3)_3$.	0,0125	0,16	0,23	0,7	0,38	0,18	1,28	0,33
K_2SO_4 . .	0,025	2,67	2,5	1,07	2,17	2,81	0,77	2
$(NH_4)_2SO_4$	0,025	0,17	2,28	0,075	0,11	2,30	0,048	2
$MgSO_4$.	0,025	3,58	2,48	1,45	3,94	2,38	1,65	1
$ZnSO_4$.	0,025	0,76	0,61	1,25	0,16	0,73	0,22	1
$MnSO_4$.	0,025	0,49	0,48	1,02	0,67	0,51	1,32	1
$FeSO_4$.	0,025	0,30	0,44	0,68	0,44	0,44	0,93	1
$Al_2(SO_4)_3$.	0,0125	0,95	0,062	15,3	0,71	0,23	3,09	0,66

b) Versuche mit Keimpflanzen.

Zu diesen Versuchen wurden zylindrische, halbliterige, innerlich gut glasierte Steingutgefäße mit seitlichen Handgriffen benutzt. Solche Gefäße gestatten eine ständige Beobachtung der Wurzeln nicht, sind aber viel bequemer als Glasgefäße, da eine Umhüllung vermieden, der Transport bequemer und ein eventuelles Überspritzen der Nährlösung besser überwacht wird; außerdem wird die Glasur von Salzlösungen kaum angegriffen, während aus Glasgefäßen das Übertreten von Alkali in Berührung mit Ammonsalzen u. a. unvermeidlich ist.

Der Deckel jedes Gefäßes war ebenfalls aus glasiertem Steingut, besaß einen 5 ccm tief übergreifenden Rand, und paßte zu jedem Gefäß in der Breite ziemlich genau, so daß ein Verlust durch Verdunstung ausgeschlossen war, wie Kontrollversuche zeigten. Der Deckel war von 13, mit einem 2 cm hervorragenden, 1 cm breiten Tubulus versehenen Löchern durchbohrt; in jedem Gefäß wurden 12 Keimpflanzen gezüchtet. Der frei bleibende Tubulus diente während der Kultur zur Einfüllung der Nährlösung oder zum Einblasen von Luft, während des Absorptionsversuches war er verkorkt. Nachdem die Keimlinge in der Kultur mit $^1/_{10}$ Pfefferscher Nährlösung ein reiches Wurzelsystem entwickelt hatten, wurde der Deckel samt Pflanzen aufgehoben, in einem Bassin auf langsam fließendes Leitungswasser vorsichtig gehalten und nach 2 Minuten auf das die Versuchslösung enthaltende Gefäß übergestülpt.

Als Versuchsobjekte dienten Keimpflanzen von Gartenbohne, Lupine, Kichererbse und Feldbohne. Nur die Tabellen der beiden letzten Pflanzen sind hier beigefügt (Tab. II und III), da mit Gartenbohnen und Lupinen nur einige Salze geprüft wurden. In Tulpengefäßen mit 300 ccm Leitungswasser gezüchtete Speisezwiebeln ergaben bei Übertragung in verschiedene Salzlösungen im wesentlichen dieselben Resultate wie die erwähnten Keimpflanzen.

Beim Arbeiten mit Wurzeln muß man ihre trotz Einhaltung möglichst gleicher Kulturbedingungen oft ungleiche Entwicklung berücksichtigen; um diese Fehlerquelle möglichst auszuschalten, bestimmte ich das Trockengewicht der Wurzeln am Ende des Versuches und führte die Absorptionswerte für je 100 ccm Außenlösung auf 100 mg Wurzeltrockensubstanz zurück. Unter den erwähnten Kulturbedingungen erhält man bei den genannten Pflanzen in 30 Tagen ein Wurzeltrockengewicht von etwas mehr als 0,5 g pro 500 ccm Nährlösung, was die Umrechnung besser rechtfertigt.

Tabelle II.

Cicer arietinum. 500 ccm. 8 Stunden. Temp.: 15—17°.
30-tägige Keimpflanzen.
Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm.

Salz	Konzentration Mol.: Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
KCl . .	0,025	0,35	0,23	1,54	0,22	0,34	0,64	1
KBr . .	0,025	0,23	0	—	0,074	0,026	2,85	1
KJ . .	0,025	0,74	0,60	1,23	0,77	0,67	1,15	1
KCN . .	0,025	0,6	0,84	0,71	0,3	0,53	0,57	1
$CaCl_2$ . .	0,025	0,025	0,14	0,18	0,40	0,45	0,89	0,5
$BaCl_2$ . .	0,025	0,29	0,8	0,36	0,81	0,81	1,00	0,5
KNO_3 . .	0,025	2,74	1,95	1,43	2,74	1,5	1,82	1
NH_4NO_3 .	0,025	0	1,4	—	0,41	0,58	0,79	1
$Mg(NO_3)_2$.	0,025	0,99	1,72	0,58	0,82	1,39	0,59	0,5
$Ba(NO_3)_2$.	0,025	0,16	1,92	0,083	0,36	1,44	0,25	0,5
$Al(NO_3)_3$.	0,0125	0,68	2,31	0,29	0,65	1,80	0,36	0,33
K_2SO_4 . .	0,025	1,82	0,51	3,58	1,79	0,59	3,01	2
$MgSO_4$.	0,025	1,57	0,43	3,66	1,35	0,52	2,65	1
$ZnSO_4$ . .	0,0125	0,64	0,45	1,42	0,46	0,23	2,0	1
$MnSO_4$.	0,0125	0,11	0,36	0,31	0,19	0,26	0,72	1
$FeSO_4$ . .	0,0125	0,31	0,43	0,72	0,23	0,26	0,88	1
$CuSO_4$ . .	0,0125	0,35	0,52	0,67	0,24	0,41	0,59	1
$Al_2(SO_4)_3$.	0,0125	0,38	0,80	0,48	0,26	0,78	0,33	0,66
KH_2PO_4 .	0,025	0,38	0,34	1,12	0,25	0,27	0,93	1
K_2HPO_4 .	0,025	0,29	0,61	0,48	0,16	0,38	0,42	2
K_2HAsO_4 .	0,025	0,60	0	—	0,43	0,076	5,73	2
$(NH_4)_2HPO_4$	0,025	0	1,56	—	0,81	1,07	0,76	2

Ein schwieriger Punkt war, hier wie bei den übrigen Objekten, die mittlere Versuchsdauer festzustellen. Versuche über die zeitliche Aufnahme hatten gezeigt, daß manche Ionen ungeheuer rasch in die Zelle eindringen, andere etwas langsamer, daß aber die Penetrationsschnelligkeit von der Konzentration stark beeinflußt wird. Um die mittlere Erscheinung herauszugreifen, wurden bei den hier zu berichtenden Versuchen ungefähr

die gleichen niederen Konzentrationen gewählt und die Versuchsdauer auf 8 Stunden fixiert, da eine maximale Ionenaufnahme gegen Ende dieser Zeit meistens erreicht wird, bei manchen Ionen schon zum zweiten Mal nach der Berührung der Wurzeln, wie es später zu erörtern sein wird.

Tabelle III.

Vicia Faba. 500 ccm. 8 Stunden. Temp.: 15—17°.
30-tägige Keimpflanzen.
Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm.

Salz	Konzentration Mol-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chlorathydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
$CaCl_2$ . . .	0,025	0,18	1,62	0,11	0,26	0,75	0,35	0,5
$BaCl_2$ . . .	0,025	0,53	2,5	0,29	0,99	1,16	0,85	0,5
KNO_3 . . .	0,025	1,43	1,26	1.13	1,05	0,96	1,09	1
NH_4NO_3 . .	0,025	0	1,14	0	0,25	0,41	0,61	1
$Ca(NO_3)_2$ . .	0,025	0,13	2,21	0,06	0,48	2,02	0,24	0,5
$Ba(NO_3)_2$ . .	0,025	0,18	0,87	0,21	0,54	0,2	2,7	0,5
$Mg(NO_3)_2$.	0,025	2,68	4,11	0,65	2,15	3,6	0,39	0,5
$Al(NO_3)_2$ . .	0,0125	0,64	2.69	0,24	0,43	2,2	0,19	0.33
$MgSO_4$ . .	0,025	1,88	0,11	17.74	0,5	0,41	1,22	1
$ZnSO_4$ . . .	0,0125	0,50	0,5	1,0	0,52	0,59	0,88	1
KH_2PO_4 . .	0,025	0,58	3,37	0,17	0,51	2,88	0,18	1
K_2HPO_4 . .	0,025	0,88	2,53	0,35	0,87	2,56	0,34	2
$(NH_4)_2HPO_4$.	0,025	0,45	2,51	0,18	0,95	2,64	0,36	2
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,025	0,63	0,79	0,80	1,77	0,81	2,19	2

c) Versuche mit Hefezellen.

Untersuchungen über Aufnahme einiger Salze bei Hefezellen sind von Paine (1911) angestellt worden, der aber das Verhalten der einzelnen Ionen nicht verfolgt hat, so daß seine Beobachtungen unsere Frage nicht berühren: schon früher hatten Swellengrebel (1905) und ich (1905—1906) die starke Permeabilität der Hefezellen für verschiedene anorganische Salze festgestellt[1]).

Um ein homogenes Material zu benutzen, züchtete ich Weinhefe der Rasse *Barbéra* in je 1 l Nährlösung unter Durchlüftung (Methodik bei Pantanelli, 1905); nach 4 Tagen

1) Nach Herzog und Betzel (1910) handelt es sich bei der Aufnahme von $CHCl_3$ und $HgCl_2$ in Hefezellen um eine typische Adsorption, während Formaldehyd eine irreversible chemische Bindung eingeht.

war die Gärung bei 25° vorüber, worauf die Satzhefe nach Entfernung der klaren Flüssigkeit und Zusatz von Leitungswasser wiederholt abgeschleudert wurde. Die Zellen waren dann reich an Protoplasma und Glykogen; jede Kultur lieferte etwa 10 g frische Hefe, die auf 40 ccm mit Regenwasser gebracht und je 20 ccm des Breies mit 20 ccm der betreffenden Salzlösung mit oder ohne Chloralhydrat gemischt wurde.

Der Kontakt dauerte 10 Minuten unter kräftigem Schütteln, worauf das Ganze auf ein trockenes, gewogenes Hartfilter von Schleicher und Schüll gegossen wurde. Damit war eine ziemlich befriedigende, rasche Trennung der Hefezellen von der Lösung und die Ermittlung des Hefetrockengewichtes bezweckt.

Der Zustand der Zellen wurde vor und nach dem Versuch durch Plasmolyse mit $CaCl_2$ (Pantanelli, 1905) und Behandlung mit nichtvitalen Farbstoffen kontrolliert.

In der Tabelle IV sind die Konzentrationen des fertigen Gemisches angegeben.

Tabelle IV.

Weinhefe *Barbéra.* 10 Minuten. Temp.: 14—16°.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation / Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierse mg-Ionen		Verhältnis Kation / Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
KCl . . .	0,25	2,24	0,29	7,73	1,40	0,55	2,55	1
KBr . . .	0,05	0,44	0,06	7,46	0,084	0,12	0,7	1
KJ . . .	0,05	0,89	0	—	0,55	0,29	1,9	1
KCN . . .	0.05	0,20	0,25	0,8	0,095	0,16	0,59	1
$CaCl_2$ . . .	0,1	0,52	0,45	1,16	0,29	0,53	0,55	0,5
$BaCl_2$ . . .	0,1	0,29	0,1	2,9	0,77	0,40	1,93	0,5
KNO_3 . . .	0,25	2,04	1,8	1,13	1,01	1,12	0,90	1
$Ca(NO_3)_2$ . .	0,1	1,87	2,98	0,63	1,44	0,29	4,97	0,5
$Ba(NO_3)_2$ . .	0,1	0,81	2,0	0,41	1,01	0,19	5,32	0,5
$Mg(NO_3)_2$ . .	0,05	0	1,52	—	0,68	0,67	1,01	0,5
$Zn(NO_3)_2$ . .	0,05	1,05	1,18	0,89	3,09	1,04	2,97	0,5
$Cu(NO_3)_2$ . .	0,025	0	0,086	—	0,2	0	—	0,5
K_2SO_4 . .	0,1	1,02	1,17	0,87	0	0,72	—	2
$MnSO_4$ . .	0,05	0,67	0,17	3,94	0	1,23	—	1
$FeSO_4$ . .	0,05	0,34	0,32	1,06	0	1,31	—	1
$CuSO_4$ . .	0,025	0	1,0	—	0,5	0,093	5,38	1
$Al_2(SO_4)_3$ . .	0,05	0,87	1,26	0,69	3,03	1,40	2,16	0,66
K_2HPO_4 . .	0,25	5,7	3,49	1,63	5,9	3,46	1,70	2
K_2HAsO_4 . .	0,1	2,27	1,61	1,41	1,61	1,80	0,89	2
$(NH_4)_2HPO_4$.	0,25	3,88	2,77	1,4	2,12	2,56	0,82	2
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,1	1,47	0	—	0,51	0,74	0,69	2
$(NH_4)_2$ tart. .	0,25	2,17	0,52	4,17	0,42	0,13	3,23	2
$(NH_4)_2$ oxal. .	0,05	1,16	0,053	21,9	0,11	0,52	0,21	2

d) Versuche mit Meeresalgen.

Zahlreiche Versuche über Aufnahme von $NaNO_3$ wurden von Nathansohn (1901—1902) an *Codium tomentosum* angestellt; er kam dabei im wesentlichen zum Ergebnis, daß die Aufnahme der NO_3-Ionen zunächst sehr schnell, dann immer langsamer fortschreitet und vor Erreichung des Diffusionsgleichgewichtes abgebrochen wird. Die Aufnahme der NO_3-Ionen zeigte sich von der der Na-Ionen ziemlich unabhängig: Nathansohn suchte diese Tatsache durch Austritt einer entsprechenden Menge Chlorionen aus der Alge zu erklären; auch SO_4-Ionen kamen aus *Codium* nach Übertragung in SO_4-freie Lösungen bis zu einem Drittel heraus. Leider war die Alge unglücklich gewählt, da sie große, mit der Umgebung frei kommunizierende Hohlräume besitzt (Jost). Außerdem wurden unbalancierte Lösungen benutzt, und es wurde über das Verhältnis der angewandten Alge zum Volumen der Außenlösung nichts gesagt. Übrigens hat Nathansohn in jener Arbeit die Möglichkeit einer gesonderten Ionenaufnahme nur flüchtig berücksichtigt.

Tabelle V.

Ulva Lactuca.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
		Kation	Anion		Absorbierte mg-Ionen Kation	Absorbierte mg-Ionen Anion	Verhältnis Kation/Anion	
$CaCl_2$ . . .	0,025	3,29	2,79	1,18	2,74	3,78	0,72	0,5
$BaCl_2$* . .	0,025	0,54	1,61	0,34	1,29	2,79	0,46	0,5
KNO_3 . . .	0,05	2,24	2,22	1,01	2,12	2,07	1,02	1
NH_4NO_3 . .	0,05	0,63	1,88	0,34	0,44	1,52	0,29	1
$Ca(NO_2)_3$ . .	0,025	3,65	2,32	1,57	3,10	1,88	1,65	0,5
$Ba(NO_3)_2$* .	0,025	0	0,11	0	0,13	0,69	0,19	0,5
K_2SO_4 . .	0,025	1,48	0,18	8,22	0,58	0,11	5,27	2
$(NH_4)_2SO_4$.	0,025	0,25	0,51	0,49	0,38	0,29	1,31	2
$MgSO_4$ . .	0,025	5,19	0,73	7,11	4,06	0,26	15,62	1
$ZnSO_4$ . . .	0,025	0,75	0,38	1,97	0,82	0,18	4,56	1
KH_2PO_4 . .	0,025	1,0	0,69	1,45	0,87	0,67	1,30	1
$(NH_4)_2HPO_4$*	0,025	1,2	0,63	1,90	0,95	0,65	1,46	2
$(NH_4)_2$ tart. .	0,025	0,56	1,37	0,41	0,31	1,24	0,25	2
$(NH_4)_2$ oxal.*	0,025	0,25	0,18	1,39	0,19	0,58	0,33	2

Ich wählte Algen, die man aus dem Neapler Golfe mit Leichtigkeit rein, epiphytenarm und in beliebiger Menge beziehen kann: *Ulva Lactuca, Valonia utricularis, Cystosira amentacea, Dictyota dichotoma, Phyllophora nervosa, Gigartina acicularis, Cryptonemia Lomation.* Ausgezeichnet war für diese Versuche *Valonia utricularis,* die man nur vom September bis Februar in gutem Zustande aus den Grotten von Posillipo erhält. Die *macrophysa*-Form ist noch günstiger, es bietet aber große Schwierigkeit, diese in ausreichender Menge aus 50—90 m tiefen Korallbänken herauszudretschen, so daß ich nur wenige Versuche mit ihren 2—5 cm dicken Zellen ausführen konnte.

Für die zunächst zu berichtenden Versuche ließ man je 10 g frische, mit reinem Seewasser gut gereinigte Alge in 100 ccm Lösung 2 Stunden verweilen. Ich mußte eine mittlere Versuchsdauer einhalten, um vergleichbare Angaben zu gewinnen; diese Zeit war aber für einige Ionen zu lang, für andere zu kurz gewählt, wie wir im Kap. VII sehen werden. Außerdem geht die Ionenaufnahme bei *Valonia, Ulva* und *Dictyota* sehr schnell, bei den übrigen vielschichtigen Algen etwas langsamer vor sich.

Von *Ulva* kamen mehrere 8 cm lange, 4 cm breite, bereits vernarbte Streifen aus verschiedenen Individuen, von *Valonia* mehrere gleich große Blasen, von den übrigen Algen mehrere Sproßspitzen in jedes Versuchsgefäß; die erhaltenen Zahlen waren also Mittelwerte.

Das Seewasser des Neapler Golfes entspricht in osmotischer Hinsicht einer etwa 0,6 mol. Lösung, wenn man die Forchhammersche Analyse zugrunde legt (vgl. Bethe, 1908). Ich beobachtete aber, daß die meisten Meeresalgen bei der Übertragung in ein

Tabelle VI.

Valonia utricularis.

Salz	Konzentration Mol.-Liter	Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	0,05 % Chloralhydrat			Äquivalentverhältnis
					Absorbierte mg-Ionen		Verhältnis Kation/Anion	
		Kation	Anion		Kation	Anion		
$CaCl_2$ . . .	0,025	4,7	1,41	3,33	4,15	3,44	1,21	0,5
$BaCl_2$* . .	0,025	1,03	1,77	0,58	1,86	2,79	0,67	0,5
KNO_3 . . .	0,05	2,03	2,06	0,99	1,83	1,47	1,24	1
$LiNO_3$ . .	0,05	2,37	2,33	1,02	3,58	1,98	1,89	1
NH_4NO_3 . .	0,05	0,40	2,76	0,14	0,52	1,83	0,28	1
$Mg(NO_3)_2$ . .	0,025	2,14	2,30	0,93	1,30	1,65	0,79	0,5
$Ca(NO_3)_2$ . .	0,025	2,44	2,53	0,96	2,0	2,12	0,94	0,5
$Ba(NO_3)_2$ . .	0,025	1,26	2,32	0,54	1,28	1,66	0,77	0,5
K_2SO_4 . .	0,025	1,78	0,52	3,42	1,44	0,68	2,12	2
$(NH_4)_2SO_4$.	0,025	0	0,31	0	1,07	0,71	1,51	2
$MgSO_4$ . .	0,025	2,64	0,93	2,84	1,85	1,09	1,70	1
$ZnSO_4$ . .	0,025	1,78	0,28	6,36	1,74	1,94	0,90	1
KH_2PO_4 . .	0,025	0,97	1,55	0,63	0,96	1,41	0,68	1
$(NH_4)_2HPO_4$*	0,025	1,04	1,82	0,57	1,09	1,70	0,64	2
$(NH_4)_2$ tart. .	0,025	0,86	1,29	0,67	0,55	1,10	0,5	2
$(NH_4)_2$ oxal. .	0,025	0,44	0,14	3,01	0,43	0,60	0,72	2

dem Seewasser isosmotisches Gemisch leiden, während ihre Resistenz bedeutend erhöht wird, wenn man etwas schwächere Konzentrationen benutzt. Da NaCl im Seewasser vom Neapler Golfe zu 3,03 % vorkommt und die übrigen Salze nur 0,83 % ausmachen, so wählte ich als Konzentration der zuzusetzenden Salzlösung 0,5 Mol für univalente, 0,25 Mol für bivalente Salze; eine 0,5 Mol Kochsalzlösung enthält 2,925 %. Je 10 ccm der Salzlösung wurde mit 90 ccm Seewasser oder, wenn eine Fällung mit den Sulfat-, Karbonat oder Calciumionen des Seewassers entstehen konnte, mit 90 ccm 0,5 Mol NaCl vermischt: diese Gemische sind in den Tabellen mit einem Sternchen bezeichnet. Es wird also zunächst nur über Versuche mit balancierten Lösungen berichtet; die Versuche mit unbalancierten Lösungen werden später erörtert. *Cystosira amentacea* wurde nur in künstlichen Gemischen geprüft (Kap. III); die übrigen Algen verhielten sich wie *Ulva* und *Valonia*, wenn auch manche spezifische Eigenheiten bezüglich der Ionenauswahl zutage traten.

e) Übersicht.

1. Unter 130 Kombinationen von Pflanzen und Salzen wurde eine annähernd äquivalente Aufnahme beider Ionen nur in 13 Fällen beobachtet und zwar in:

KNO_3: *Ulva*, *Valonia*	$ZnSO_4$: *Vicia*
$LiNO_3$: *Valonia*	$MnSO_4$: *Azolla*
$Mg(NO_3)_2$: *Cicer*	$FeSO_4$ und $Al_2(SO_4)_3$: Hefezellen
$Ba(NO_3)_2$: *Valonia*	
$Al(NO_3)_3$: *Cicer*	K_2HPO_4: *Lupinus*
K_2SO_4: *Gigartina*	$(NH_4)_2HPO_4$: *Ulva*.

Sieben unter diesen Salzen lieferten giftige Ionen, zwei waren alkalisch, in beiden Fällen war eine Veränderung der Plasmadurchlässigkeit zu erwarten. Die übrigen drei Salze (KNO_3, $Mg(NO_3)_2$ und K_2SO_4) bestanden aus ernährungsphysiologisch wichtigen Ionen. Für diese Fälle könnte man an die Absorption undissoziierter Moleküle denken: da aber dieselben Salze von anderen Pflanzen oder in anderen Konzentrationen oder auch von denselben Pflanzen unter äußerlich gleichen Bedingungen bei anderen Versuchen eine recht ungleiche Ionenaufnahme ergaben, so könnte man die äquivalente Aufnahme beider Ionen als reinen Zufall betrachten; sie kommt durch die Realisierung verschiedener Bedingungen, wie Konzentration, Versuchsdauer, Bedarf einzelner Ionen, Beeinflussung der Permeabilität usw. zustande. Jedenfalls ist sie so selten, daß sie gegen die Annahme einer gesonderten Absorption beider Ionen kaum heranzuziehen ist.

2. Bald wurde das Kation, bald das Anion je nach ihrer Natur und Wirkung, nach dem spezifischen Wahlvermögen usw. in größerer Menge absorbiert.

K wurde aus den meisten Salzen stärker als das Anion aufgenommen; es kam aber auch das Gegenteil vor, so bei Feldbohnen aus KH_2PO_4 und K_2HPO_4, bei Kichererbsen aus K_2HPO_4, bei Hefezellen aus KCN, KNO_3 und K_2SO_4.

Li drang in *Valonia* gleich schnell wie NO_3 ein.

NH_4 wurde überhaupt nicht oder in viel geringerer Menge als das Anion von grünen Pflanzen und Meeresalgen absorbiert, doch fehlte es hier auch nicht an den Ausnahmen, wie das Verhalten des Phosphates und Arsenates bei Feldbohnen lehrt. Hefezellen nahmen NH_4 gern, jedoch weniger als HPO_4 auf.

Ca und Ba traten schneller als Cl, langsamer als NO_3 ein. Bei *Cicer* und *Vicia* wurde aber Cl stärker als Ca und Ba absorbiert.

Mg wurde von Hefezellen überhaupt nicht, sonst aber stärker als NO_3 und SO_4. Zn, Mn, Fe und Al bald mehr, bald weniger, Cu weniger als SO_4, Cu weniger, Zn mehr als NO_3 aufgenommen.

Unter den Anionen drang NO_3 in den meisten Fällen in größerer Menge als das Kation ein, besonders in Begleitung giftiger oder unwillkommener Ionen, bei Gegenwart von K oder Mg blieb es aber meistens zurück.

HPO_4 wurde immer mehr als das Anion (K, NH_4) aufgenommen; dagegen wanderte $HAsO_4$ in viel geringerem Maße als K oder NH_4 ein.

SO_4 trat bei Erdpflanzen und Meeresalgen in sehr geringer Menge, meistens viel weniger als das entsprechende Anion ein; bei Hefezellen kam aber das Gegenteil vor.

Cl wurde von *Elodea*, *Azolla*, *Allium*, *Phaseolus*, Hefezellen und Meeresalgen recht wenig und zwar viel weniger als Ca, Ba und K, von *Cicer*, *Vicia* und *Lupinus* aber stärker als Ca und Ba absorbiert.

Br und J drangen überhaupt nicht oder viel weniger als K in Hefezellen und *Cicer*-Keimlinge ein; CN wurde dagegen sehr wenig, aber immer mehr als K absorbiert.

Das Weinsäureanion trat bei Meeresalgen schneller, bei Hefezellen langsamer als NH_4 ein; das Oxalsäureanion drang nicht oder in sehr bescheidener Menge ein.

Interessant sind auch einige die absolute Aufnahme betreffende Beobachtungen, wie die reiche Absorption von Ca bei Meeresalgen, die beschränkte Absorption desselben Kations bei Leguminosen, die geringe Aufnahme von SO_4 und NH_4, das Nichteindringen in Hefezellen des von grünen Pflanzen gierig absorbierten Mg usw.

Natürlich gelten diese Beobachtungen vorläufig nur für die genannten Versuchsbedingungen[1]).

3. Mit Chloralhydrat schwach narkotisierte Pflanzen nahmen meistens weniger Kation als völlig tätige, wenn es sich um solche Kationen handelte, die in gleichartige, nicht narkotisierte Zellen eindringen. Für schwer permeierende Kationen galt aber oft das Gegenteil. Wir sind daher noch nicht imstande, die allgemeine Gültigkeit des von Höber (1907), Lillie, Osterhout und anderen Forschern aufgestellten Salzes zu erkennen, wonach Anaesthetica die Permeabilität für Elektrolyte verringern.

Der Widerspruch läßt sich möglicherweise dadurch erklären, daß die antagonistisch wirksame Konzentration des Narkotikums je nach der Ionennatur schwankt: für schädliche Kationen dürfte sie tiefer liegen als für unschädliche. weil die direkte Beobachtung lehrt, daß die toxischen Wirkungen von Kation und Anaestheticum sich oberhalb einer bestimmten Konzentration addieren. Da anderseits die toxische Konzentration je nach der Pflanzenart schwankt, so war eine gleichsinnige Beeinflussung giftiger Ionen durch Chloralhydrat bei meinen Versuchen kaum zu erwarten.

Eine Erklärung für die ungleiche Beeinflussung der Aufnahme seitens des Chloralhydrates würde sich auch aus der Berücksichtigung der hydrolytischen Spaltung der Schwermetallsalze ergeben (Kap. VIII).

Bei den angewandten Konzentrationen von Salz und Anaestheticum wurde die Aufnahme folgender Kationen in abnehmender Reihe von Chloralhydrat verringert:

$$K > Mg > Ca > NH_4 > Al > Zn > Fe > Mn,$$

während nach der Förderung der Aufnahme eine zweite Reihe aufzustellen wäre:

$$Ca < Mg < Li < NH_4 < Zn < Al < Mn < Fe < Ba < Cu.$$

Wir finden mehrere Kationen in beiden Reihen, da z. B. Mg von Hefezellen, Ca von *Cicer* und *Vicia*, NH_4 von den meisten grünen Pflanzen unter schwacher Narkose in beträchtlicherer Menge als unter normalen Bedingungen aufgenommen wurden. Die Hemmung, resp. Förderung durch Chloralhydrat wird übrigens auch von der Anionennatur beeinflußt.

---

1) Das Nichteindringen eines Iones bei der verfolgten Versuchsmethode schließt natürlich nicht aus, daß bei längerem Kontakt beträchtliche Mengen absorbiert werden können. Vgl. Kap. VII.

Dieselben Erscheinungen traten bei der Anionaufnahme auf; nach der Einwirkung des Chloralhydrates ließen sich die Anionen bei den angewandten Konzentrationen in folgende Reihen ordnen:

Hemmung der Aufnahme durch Chloralhydrat:

$$\text{tart.} > NO_3 > PO_4 > SO_4 > CN.$$

Förderung der Aufnahme durch Chloralhydrat:

$$SO_4 < Cl < Br < J < AsO_4 < \text{oxal.}$$

Solche Beeinflussungen waren manchmal ganz erheblich: so wurde K von Hefezellen bei Gegenwart von Chloral überhaupt nicht absorbiert, während Mg, Cu, J, AsO_4, Oxalsäure nur in die schwach narkotisierte Hefezelle eindrangen; ähnliches geschah für Ba bei *Azolla* und *Ulva*, für NH_4 bei *Cicer* und *Valonia*, für Br und AsO_4 bei *Cicer* usw.

Halten wir nur den physiologischen Erfolg im Auge, so finden wir unter den von schwach narkotisierten Zellen spärlicher aufgenommenen lauter ernährende oder irgendwie nützliche Ionen, während die schädlichen oder im weiteren Sinne die von der völlig tätigen Pflanze nicht begehrten Ionen in narkotisierte Zellen leichter eindrangen. Wir haben also im Vergleich der Absorptionseigenschaften einer Zelle mit dem Verhalten einer gleichen, schwach narkotisierten eine schnelle Methode, um die von einer Pflanzenart begehrten resp. verschmähten Ionen aufzufinden, sofern man nur die statischen (habituellen) Eigenschaften studieren will, d. h. ohne die ernährungsphysiologischen Komplikationen zu berücksichtigen.

3. Da die Permeabilität bei schwacher Narkose für beide Ionen eines Salzes oft in entgegengesetztem Sinne schwankt, so kann bei Gegenwart von Chloralhydrat ein dem Grenzwert etwas näheres Aufnahmeverhältnis oder eine äquivalente Ionenaufnahme erreicht werden. Vgl. $ZnSO_4$ und $FeSO_4$ bei *Azolla*, CaCl bei *Allium*, $Mg(NO_3)_2$, $Al(NO_3)_3$ und KH_2PO_4 bei *Cicer*, KNO_3, $Al(NO_3)_3$ und $(NH_4)_2HAsO_4$ bei *Vicia*, $CaCl_2$ bei Hefe, $ZnSO_4$ bei *Valonia* usw.

Man kann sich aber durch Vergleich verschiedener Versuche oder ungleicher Konzentrationen überzeugen, daß die Annäherung des Aufnahmeverhältnisses an den Grenzwert lediglich eine Folge der ungleichen Beeinflussung der Aufnahme beider Ionen durch das Anästhetikum ist, keineswegs aber auf erhöhter Aufnahme undissoziierter Salzmoleküle beruht. Bei der starken Verdünnung ist auch eine Verringerung der Ionisierung durch Chloral ausge-

schlossen; übrigens dürfte dieser in wässeriger Lösung hydrolysierte Stoff die Ionensumme erhöhen.

Wir kommen also zum Schlusse, daß eine äquivalente Aufnahme beider Ionen eher von schwach narkotisierten Zellen, wo das Wahlvermögen vorübergehend aufgehoben ist, als von der völlig tätigen Zelle zu erwarten ist.

4. Trotz des Bestrebens des lebendigen Protoplasten, den Eintritt schädlicher Ionen zu verhindern, wurde zuweilen eine erhebliche Penetration giftiger Ionen beobachtet; dann aber gestattete die mikroskopische Kontrolle eine Störung der Permeabilitätsverhältnisse nachzuweisen. Das geschah z. B. bei *Azolla*, *Cicer* und *Vicia* in $ZnSO_4$, bei Hefezellen in $BaCl_2$ und $Zn(NO_3)_2$, bei *Ulva* und *Valonia* in $BaCl_2$ und $Ba(NO_3)_2$. Noch mehr hatte das Wahlvermögen in Lösungen von $BaCl_2$ + Chloral bei *Allium*, *Vicia*, *Ulva* und *Valonia*, bei $Ba(NO_3)_2$ + Chloral bei *Ulva* und *Valonia*, von $MnSO_4$ + Chloral und $FeSO_4$ + Chloral bei Hefezellen, von $(NH_4)_2HPO_4$ + Chloral bei *Vicia*, von $Zn(NO_3)_2$ + Chloral bei Hefezellen usw. gelitten.

Andererseits können einige Pflanzen erhebliche Mengen solcher Ionen aufnehmen, welche für andere Arten giftig sind; eine systematische Untersuchung des spezifischen Wahlvermögens gegenüber allen möglichen Ionen gehört aber nicht in den Rahmen dieser Arbeit.

III. Änderung der chemischen Reaktion der Außenlösung infolge der Ionentrennung.

Die ungleiche Aufnahme beider Ionen eines Salzes muß eine Änderung des H-Ionen- resp. OH-Ionengehaltes der Außenflüssigkeit herbeiführen. Eine große Reihe von Erfahrungen an Wasser-, Sand- und Pilzkulturen zeigt, daß in manchen Fällen eine deutliche Ansäuerung resp. Alkaleszenzsteigerung der Außenlösung stattfindet. Die Ausscheidung von Ca- und Mg-Ionen, welchen trotz der Einwände Ruhlands nach den übereinstimmenden Angaben von Nathanson, Meurer, Niklewski (1909), True und Bartlett (1912), Maschhaupt (1911) sehr wahrscheinlich eine regulatorische Bedeutung zukommt, schließt nicht aus, daß unter Umständen eine Änderung des H^+-Gehaltes in der Außenlösung meßbar wird, um so mehr als die Ionenausscheidung erst als Folge der ungleichen Einwanderung anderweitiger Ionen einsetzen dürfte.

Entsprechende Versuche sind von mir an Keimpflanzen der Feldbohne und Lupine und an *Cystosira amentacea* angestellt worden. Bei Keimpflanzen konnten die Ausschläge durch Titrierung nachgewiesen werden, um so mehr als alle Salze in Regenwasser gelöst wurden, um den störenden Einfluß der Bikarbonate zu vermeiden.

Tabelle VII.

Vicia Faba. 8 Stunden. 500 ccm. Temp. 16—18°.
30-tägige Keimpflanzen. Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm Lösung.

Salz	Konzentration	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Variation der	
		Kation	Anion	Kation	Anion	Gesamtsäure ccm $^1/_{10}$ norm.	starken Basen ccm $^1/_{10}$ norm.
$CaCl_2$	0,05 mol.	3,6	16,2	0,18	1,62	— 4,8	+ 3
„	+ Chloralhydrat	5,1	7,5	0,26	0,43	— 5,2	+ 2,25
$BaCl_2$	0,05 mol.	10,7	11,6	0,53	1,16	— 0,75	+ 0,375
„	+ Chloralhydrat	17,9	25,0	0,99	2,50	— 0,9	+ 0,375
$Ca(NO_3)_2$	0,05 mol.	2,6	36,9	0,13	3,69	— 5,4	+ 1,5
„	+ Chloralhydrat	19,5	29,3	0,98	2,21	— 4,95	+ 1,5
$Ba(NO_3)_2$	0,05 mol.	4,7	41,9	0,23	4,19	— 3,45	+ 1,5
„	+ Chloralhydrat	7,0	19,0	0,35	1,90	— 3,15	+ 2,25
$MgSO_4$	0,05 mol.	37,5	2,1	1,88	0,11	+ 0,3	— 1,5
„	+ Chloralhydrat	9,2	8,3	0,46	0,41	+ 0,6	— 0,75
$ZnSO_4$	0,05 mol.	5,0	6,7	0,25	0,33	— 0,75	— 1,5
„	+ Chloralhydrat	8,0	8,4	0,40	0,42	+ 0,75	— 3,75
$(NH_4)_2HPO_4$	0,05 mol.	45,1	54,6	4,51	2,76	+ 1,5	+ 0,75
„	+ Chloralhydrat	45,1	46,4	4,51	2,34	+ 0,75	— 0,75
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,05 mol.	15	12,5	1,5	0,63	— 0,75	— 2,25
„	+ Chloralhydrat	16,5	14,7	1,65	0,73	+ 0,75	— 2,0

Bei Bohnenkeimlingen (Tab. VII) nahm die Gesamtsäure (mit $^1/_{10}$ normal NaOH und Lackmus titriert) in Lösungen von $CaCl_2$, $Ca(NO_3)_2$ und $Ba(NO_3)_2$ ab, wo das Anion stärker als das Kation absorbiert wurde; in Lösungen von Sulfaten, Phosphaten und Arsenaten, wo das Kation mehr oder ungefähr gleich stark wie das Anion aufgenommen wurde, nahm die Azidität zu. Eine strenge

Proportion zwischen Ionenabsorption und Variationen der Azidität war nicht zu beobachten; die schwach narkotisierten Wurzeln verhielten sich ungefähr wie die völlig tätigen.

Die Kontrolltitration mit H_2SO_4 und Methylorange (starke Basen) zeigte eine Steigerung der starken Basen (Ca, Ba) dort an, wo die Säure (Cl, NO_3) abnahm und umgekehrt (Mg aus $MgSO_4$). Ausnahme machten $ZnSO_4$ und $(NH_4)_2HAsO_4$, wo Gesamtsäure und starke Basizität gleichzeitig abnahmen, und $(NH_4)_2HPO_4$, wo Gesamtsäure und starke Basizität gleichzeitig zunahmen. Im ersten Falle hatten wahrscheinlich die Wurzeln schwache Basen ausgeschieden, um die schwache Azidität der Salze zu neutralisieren; im zweiten Falle dürften aber schwache Säuren ausgetreten sein, um die Alkaleszenz des Ammonphosphates zu neutralisieren.

Man könnte darin ein Bestreben der Zelle sehen, eine günstige H^+-Konzentration in der Außenlösung wieder herzustellen, um so mehr als bei Gegenwart von Chloral die Reaktion ausblieb; bei den übrigen Salzen hätte ihre Verwirklichung vielleicht längere Zeit erfordert[1]).

Die Lupinenkeimlinge zeigten ungefähr dasselbe Verhalten. Die ungleiche Ionenaufnahme ruft zunächst eine Änderung des H^+-Ionengehaltes der Außenflüssigkeit hervor, welche im Zurückbleiben eines Ions des dargereichten Salzes ihre nächste Erklärung findet (vgl. Kap. VIII).

Cystosira amentacea. Eine lange Versuchsreihe wurde mit je 25 g dieser Alge in Gemischen von 125 ccm 0,5 Mol. NaCl und 125 ccm 0,5 resp. 0,25 Mol. des betreffenden Salzes ausgeführt. Alle Salzlösungen wurden mit Regenwasser hergestellt; K, Na, Li und Mg waren also nicht balanciert. Jeder Versuch dauerte zwei Stunden. Ich bestimmte den H-Ionengehalt vor und nach dem Kontakt mit Hilfe der Indikatorenreihe nach Sörensen, außer bei den letzten fünf Salzen, welche mit $^1/_{10}$ normal H_2SO_4 und Alizarin direkt titriert wurden (Tab. VIII).

Da ich mich sehr kurz fassen muß, so sei nur bemerkt, daß in Gemischen mit Chloriden die Zunahme der H-Ionen von der Mehraufnahme von K, Ca und Ba und von einer schnellen Einwanderung der Na-Ionen abhängen mußte, während Cl meistens zurückblieb.

---

1) Vgl. die Erfahrungen über Aufnahme von Ammonphosphat bei Severini und mir (1910); die Versuche von Nathansohn und Meurer dauerten einen Tag und darüber.

Tabelle VIII.

Cystosira amentacea. 25 g in 250 ccm. 2 Stunden. Temp. 20°.

Salz	Konzentration mol. : Liter	Absorbierte mg-Ionen		H^{+}-Ionen		0,05 % Chloralhydrat			
						Absorbierte mg-Ionen		H^{+}-Ionen	
		Kation	Anion	vorher	nachher	Kation	Anion	vorher	nachher
NaCl	0,5	4,45	1,58	$0{,}8 \cdot 10^{-9}$	$0{,}45 \cdot 10^{-5}$	2,78	3,16	$0{,}8 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
KCl	0,25	3,54	0,98	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}45 \cdot 10^{-5}$	1,41	2,0	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}11 \cdot 10^{-5}$
$CaCl_2$	0,125	1,08	0,45	$0{,}16 \cdot 10^{-9}$	$0{,}45 \cdot 10^{-5}$	0,97	2,0	$0{,}16 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
$BaCl_2$	0,125	0,78	0,48	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	0,25	2,7	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
KNO_3	0,25	2,2	8,7	$0{,}16 \cdot 10^{-9}$	$0{,}45 \cdot 10^{-5}$	0,47	7,1	$0{,}16 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
$Mg(NO_3)_2$	0,125	0,36	3,2	$0{,}60 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	0,22	4,9	$0{,}60 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
$Ca(NO_3)_2$	0,125	0,89	4,1	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	1,73	5,9	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
K_2SO_4	0,125	1,19	0,22	$0{,}4 \cdot 10^{-10}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	0,23	0,04	$0{,}4 \cdot 10^{-10}$	$0{,}28 \cdot 10^{-6}$
$(NH_4)_2SO_4$	0,125	2,6	0,23	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	2,01	0,03	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	$0{,}11 \cdot 10^{-5}$
$MgSO_4$	0,125	1,75	0,13	$0{,}4 \cdot 10^{-10}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	1,08	0,05	$0{,}4 \cdot 10^{-10}$	$0{,}11 \cdot 10^{-5}$
$ZnSO_4$	0,125	1,65	0,39	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	$0{,}11 \cdot 10^{-5}$	2,22	1,07	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
$MnSO_4$	0,125	0,40	0,3	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}11 \cdot 10^{-5}$	0,22	0	$0{,}32 \cdot 10^{-9}$	$0{,}22 \cdot 10^{-5}$
KH_2PO_4	0,125	2,97	1,99	$0{,}42 \cdot 10^{-3}$	$0{,}9 \cdot 10^{-5}$	0,23	1,91	$0{,}42 \cdot 10^{-3}$	$0{,}45 \cdot 10^{-5}$
$(NH_4)_2HPO_4$	0,125	3,6	2,23	$*1{,}25 \cdot 10^{-2}$	$*1{,}05 \cdot 10^{-2}$	3,1	4,64	$*1{,}25 \cdot 10^{-2}$	$*1{,}1 \cdot 10^{-2}$
LiH_2PO_4	0,125	14,06	1,98	$*0{,}32 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}37 \cdot 10^{-2}$	13,0	5,82	$*0{,}32 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}32 \cdot 10^{-2}$
$(NH_4)_2HAsO_4$	0,125	2,9	0	$*0{,}81 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}65 \cdot 10^{-2}$	2,2	0,88	$*0{,}81 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}6 \cdot 10^{-2}$
$(NH_4)_2$ tart.	0,125	2,2	3,65	$*0{,}3 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}2 \cdot 10^{-2}$	1,9	0,89	$*0{,}3 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}2 \cdot 10^{-2}$
$(NH_4)_2$ oxal.	0,125	2,8	0,23	$*0{,}17 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}12 \cdot 10^{-2}$	2,8	0,23	$*0{,}17 \cdot 10^{-2}$	$*0{,}09 \cdot 10^{-2}$

Die mit einem * bezeichneten Angaben sind OH-Ionenwerte.

Bei allen Gemischen mit Nitraten nahmen die H-Ionen zu, obwohl NO_3 sehr schnell eindrang: es ging aber eine starke Na-Aufnahme vonstatten, während Cl draußen blieb oder gar ausgeschieden wurde. Ähnliches war von Nathanson an *Codium* in reinen $NaNO_3$-Lösungen beobachtet worden. Der stärkste Ionenaustausch fand im Gemisch $NaCl + KNO_3$ statt, wo die einwertigen Kationen von keinem mehrwertigen balanciert waren.

Bei Sulfatgemischen nahmen die H^+-Ionen zu und es wurden wirklich alle Kationen stärker als SO_4 aufgenommen. Auffälligerweise war in allen Lösungen mit Chloriden, Nitraten und Sulfaten ungefähr die gleiche Reaktion nach 2 Stunden hergestellt; ich kann hinzufügen, daß nach weiteren 22 Stunden derselbe Wert des H^+-Ionengehaltes beibehalten war. Die Alge hatte in zwei Stunden die günstige H-Ionenkonzentration in der Umgebung trotz und während der ungleichen Ionenabsorption herzustellen vermocht. Ähnliches fand in Gemischen mit Arsenat, Tartrat und Oxalat statt.

Anders ging die Sache bei Phosphaten. *Cystosira* nahm viel mehr K, NH_4 und Li als HPO_4: Chloralhydrat verhinderte die Kationaufnahme, förderte die HPO_4-Absorption. Trotzdem nahm der H^+-Gehalt bei Darreichung von KH_2PO_4 und LiH_2PO_4 ab, während die Zunahme der Azidität in Gemischen mit Ammonphosphat parallel der Mehraufnahme von NH_4 verlief. Das Bestreben der Alge, eine günstige Reaktion der Außenlösung einzuhalten, war nur im KH_2PO_4-Gemisch erfolgreich: in den übrigen Gemischen hatten aber die Objekte offenbar gelitten, da sie nach Übertragung in Seewasser nicht weiter wuchsen.

Die ungleiche Ionenaufnahme führt also erhebliche Änderungen der Reaktion der Außenlösung herbei: bei Keimpflanzen schon sichtbar und bei *Cystosira* noch klarer war das Bestreben, eine günstige Konzentration der H-Ionen nach Übertragung in das neue Medium schnell herzustellen, was in allerlei Gemischen erfolgte, solange die Permeabilitätsverhältnisse nicht dauernd (irreversibel) gestört waren.

IV. Gegenseitige Beeinflussungen der Ionen bei der Aufnahme.

Die Aufnahme begehrter Kationen kann bei Gegenwart schädlicher Anionen beschränkt sein. So wurde K von Erdpflanzen und Hefezellen aus dem Chlorid, Bromid, Jodid, Cyanid und Arsenat weniger als aus dem Nitrat, Sulfat und Phosphat, NH_4 von Hefe-

zellen aus dem Arsenat und Oxalat weniger als aus dem Phosphat und Tartrat, Ca aus $CaCl_2$ weniger als aus $Ca(NO_3)_2$ absorbiert. Ebenso kann die Aufnahme schnell eindringender Anionen von der Begleitung unpermeierender Kationen herabgesetzt werden. Wir sehen z. B., daß NO_3 bei Gegenwart von Ba, Zn, Mn, Cu, Al, oft auch von NH_4, in geringerer Menge als in Begleitung mit K, Ca, Mg einwanderte: SO_4 wurde von einigen Objekten aus Zink- und Ammonsulfat spärlicher als aus Kalium- oder Magnesiumsulfat beschlagnahmt usw.

Seltener ist das entgegengesetzte Verhalten, d. i. die Förderung der Aufnahme eines schädlichen Ions durch Begleitung mit einem leicht permeierenden Antiion: so trat Cl aus KCl reichlicher als aus $CaCl_2$ und $BaCl_2$ in Hefezellen, aus $CaCl_2$ mehr als aus $BaCl_2$ bei *Ulva*, NH_4 aus Phosphat und Tartrat leichter als aus dem Oxalat bei *Ulva* und *Valonia* ein. Es kamen auch Fälle einer Steigerung der Aufnahme unschädlicher Ionen bei Gegenwart schädlicher Antiionen, so von SO_4 aus Zink-, Mangan- und Aluminiumsulfat bei *Cicer*, *Vicia* und *Ulva*.

Wir können uns fragen, ob diese gegenseitigen Beeinflussungen beider Ionen eines Salzes nicht zugunsten einer Molekülaufnahme sprechen. Zunächst kommen diese Fälle zu spärlich vor, um einen Schluß gegen die gesonderte Ionenaufnahme daraus ziehen zu können. Oft dürfte die ungleiche Dissoziation von Salzen mit einem gemeinsamen Ion ausreichen, um die Aufnahmedifferenz zu erklären. Bei hydrolytisch dissoziierten Salzen, wie Phosphaten, Arsenaten, Zn-, Al-Salzen u. a., wird sich auch die Wirkung der Wasserstoffe oder Hydroxylionen hinzugesellen.

Im letzten Falle, vielleicht in allen Fällen ist eine Permeabilitätsänderung zu erwarten, welche auch die Absorption anderweitiger Ionen entsprechend verändern läßt. Die dabei mitspielenden Variationen der chemischen und physikalischen Eigenschaften der wirksamen Oberflächen wären in jedem einzelnen Falle zu verfolgen: da alles in dieser Hinsicht zu erforschen bleibt, so halte ich irgend einen Schluß bezüglich der näheren Ursachen der gegenseitigen Ionenwirkungen als verfrüht. Demselben Bereich von Erscheinungen gehören wohl auch die antagonistischen Ionenwirkungen, die Beeinflussung der biologischen Kationenwirkungen durch die Natur des Anions und der Antagonismus zwischen Anaesthetica und Elektrolyten an. Eine allgemeine Darstellung der gemeinsamen Kausalfaktoren ist im Kap. VIII versucht worden.

V. Die Ionenaufnahme in balancierten und unbalancierten Lösungen.

Über die Bedeutung balancierter Lösungen für die Regulation der Zellpermeabilität, die Absorptionserscheinungen usw. besitzen wir eine reiche Literatur, welche mit den Beobachtungen von Loeb an Seetieren und von Loew an Keimpflanzen beginnt und in neuerer Zeit durch die Forschungen von Osterhout (1907—14), Benecke (1907), Hansteen (1908—10), Schreiner und Skinner (1910), Maschhaupt (1911), True und Bartlett (1912), Szücs (1912—13), Mac Cool (1913) u. a. erheblich vermehrt wurde.

Zu Untersuchungen über die Erhaltung der normalen Permeabilitätsverhältnisse in balancierten, resp. unbalancierten Lösungen sind Meeresalgen sehr geeignet, da diese Organismen an das vorzüglich balancierte Seewasser gewöhnt sind. Ich stellte zunächst dasselbe Algenmaterial in das übliche Gemisch von 9 Teilen Seewasser und 1 Teil 0,5 mol. oder 0,25 mol. Salzlösung, resp. in die reine 0,5 mol. oder 0,25 mol. Salzlösung: allerdings war im zweiten Falle die Konzentration der fraglichen Ionen bis 10 mal höher als im Gemisch mit Seewasser (Tab. IX).

Trotz der viel stärkeren Aufnahme der einzelnen Ionen trat in den reinen Salzlösungen die Unabhängigkeit der Aufnahme von Kation und Anion ebenso klar wie in den Seewassergemischen hervor, und zwar übten die Algen ihr Vermögen, entweder das Kation oder das Anion stärker zu absorbieren, in beiden Fällen in gleichem Sinne aus.

Die prozentische Aufnahme war aber für die allermeisten Ionen in der reinen Salzlösung geringer, oft viel beschränkter als im Seewassergemisch; die Kationaufnahme wurde meistens stärker als die Anionabsorption verringert. Es liegt darin eine Folge der beträchtlichen Steigerung der Partialkonzentration vor, da die relative Absorption beim Überschreiten einer gewissen Konzentration meistens verringert wird. Jedenfalls zeigt diese Tatsache, daß auch in reinen Salzlösungen — soweit sie hypotonisch sind — *Ulva* und *Valonia* das Wahlvermögen beibehalten. Eine Steigerung der Ionenpermeabilität war auch bei Anwendung der unbalancierten KNO_3- und NH_4NO_3-Lösungen im Einklang mit früher berichteten Erfahrungen an Keimlingen und *Cystosira* nicht zu beobachten.

Nur das giftige Zn und die wenig begehrten SO_4- und NH_4-Ionen wurden manchmal aus der reinen Salzlösung relativ reich-

licher als aus dem Seewassergemisch aufgenommen; da aber in diesen Fällen eine, wenn auch sehr leichte, Beschädigung nicht zu vermeiden war, wie das Sistieren des Wachstums nach Übertragung in Seewasser lehrte, so konnte die Steigerung der Permeabilität ebensogut von der Konzentrationszunahme der schädlichen Ionen wie vom Mangel an antagonistischen Ionen abhängen.

Tabelle IX.

Salzlösung	*Valonia utricularis*				*Ulva Lactuca*			
	Aufgenomm. Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufgenomm. Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen	
	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion
$CaCl_2$ + Seewasser .	—	—	—	—	76,2	0	2,73	0
„ , rein	—	—	—	—	68,1	2,78	17,03	1,39
KNO_3 + Seewasser .	24,7	30,3	1,46	1,52	29,5	44,5	1,73	2,22
„ , rein	15,4	18,5	7,72	9,29	22,3	24,2	11,15	12,13
$LiNO_3$ + Seewasser .	47,4	46,7	2,37	2,33	—	—	—	—
„ , rein	60,5	25,3	30,24	12,67	—	—	—	—
NH_4NO_3 + Seewasser	—	—	—	—	17,7	44,1	0,87	2,21
„ , rein . . .	—	—	—	—	4,0	32,2	2	16,13
$Ca(NO_3)_2$ + Seewasser	67,8	50,6	2,42	2,53	—	—	—	—
„ , rein . . .	33,2	36,3	8,3	19,31	—	—	—	—
$Ba(NO_3)_2$ + Seewasser	25,3	19,6	0,64	0,99	—	—	—	—
„ , rein . . .	19,1	37,0	4,97	18,52	—	—	—	—
$Mg(NO_3)_2$ + Seewasser	70,7	64,8	5,34	3,24	—	—	—	—
„ , rein . . .	50,0	21,0	12,49	1,52	—	—	—	—
$(NH_4)_2SO_4$ + Seewasser	10,66	3,76	0,53	0,21	4,88	9,17	0,24	0,51
„ , rein . . .	32,26	7,31	16,12	1,83	4,0	9,58	2	2,40
$ZnSO_4$ + Seewasser .	24,18	11,39	0,60	0,63	—	—	—	—
„ , rein	28,8	26,08	7,2	6,10	—	—	—	—
KH_2PO_4 + Seewasser	28,4	58,6	0,97	1,47	—	—	—	—
„ , rein . . .	9,2	21,1	2,31	5,28	—	—	—	—

Weitere Versuche mit Gemischen von 5 Teilen 0,5 mol. NaCl und 5 Teilen halb- oder viertelmolekularer Salzlösung im Vergleich zum Seewassergemisch führten zu denselben Ergebnissen; nur war die Permeabilitätszunahme für NH_4, Zn, Li und SO_4 in reinen Lösungen viel größer, was im Lichte der Antagonismustheorie auf dem Vorhandensein der unbalancierten Na-Ionen beruhen konnte (Tab. X).

Tabelle X.

Valonia utricularis. 10 g in 100 ccm. 2 Stunden. Temp. 16—18°.

Salzlösung 50 ccm + 50 ccm	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufnahme-verhältnis
	Kation	Anion	Kation	Anion	
$LiNO_3$ + Seewasser . . .	47,4	46,7	11,9	11,7	1,02
„ + NaCl	100	46,8	25,0	11,7	1,12
NH_4NO_3 + Seewasser . .	8,89	45,9	22,2	11,5	0,19
„ + NaCl	9,33	38,7	2,3	9,7	0,24
$Ca(NO_3)_2$ + Seewasser . .	67,8	50,6	8,88	12,6	0,70
„ + NaCl	22,0	48,0	2,75	12,0	0,23
$Ba(NO_3)_2$ + Seewasser . .	25,3	39,2	3,2	9,9	0,32
„ + NaCl . . .	19,3	30,6	2,42	7,6	0,32
$Mg(NO_3)_2$ + Seewasser . .	70,7	64,8	10,81	16,2	0,67
„ + NaCl . . .	49,7	42,8	6,21	10,8	0,53
$(NH_4)_2SO_4$ + Seewasser . .	10,88	3,74	2,7	0,53	5,09
„ + NaCl . . .	13,64	11,03	3,4	1,38	2,46
$MgSO_4$ + Seewasser . . .	51,93	9,14	7,94	1,30	6,11
„ + NaCl	49,2	33,5	6,16	4,18	1,47
$ZnSO_4$ + Seewasser . . .	24,11	11,39	3,0	1,62	1,85
„ + NaCl	32,37	50,0	4,04	6,26	0,65

Wie dem auch ist, so zeigen doch unsere Versuche, daß eine getrennte (wählerische) Aufnahme von Kation und Anion auch in unbalancierten Lösungen erfolgen kann: das Wahlvermögen wird nur quantitativ, nicht aber dem Sinne nach verschoben.

VI. Einfluß der Konzentration.

Für die ernährungswichtigen Ionen NO_3, PO_4, K und NH_4 existiert nach Schreiner und Skinner (1910), Pouget und Chouchak (1910—12) ein Konzentrationsoptimum, welches die maximale Absorption durch Keimpflanzen gestattet; in stark verdünnten Lösungen geht die Absorption sehr träge vor sich und herrscht meistens Exkretion; bei ultraoptimaler Konzentrationssteigerung läßt die Absorption nach. Nach True und Bartlett (1912) kommt eine bestimmte Konzentration von $Ca(NO_3)_2$ und $Mg(NO_3)_2$ oder einem Gemische beider Salze vor, wo die Absorption

von der Ausscheidung balanciert wird; unterhalb dieser Konzentration überwiegt die Ausscheidung, oberhalb die Absorption, welche schließlich ein tiefes Sinken der Außenkonzentration unterhalb des Gleichgewichtswertes herbeiführt. Interessant sind auch die Beobachtungen von de Rufz de Lavison (1911), welche die Impermeabilität des Protoplasmas für eine Reihe schädlicher Salze in stark verdünnten Lösungen dartun, während dieselben Salze in etwas stärkerer Konzentration das Plasma völlig permeabel machen: bei kurzer Wirkungsdauer wird diese reversible Permeabilitätszunahme ohne Schädigung überwunden.

Nach Meurer ändert sich das Aufnahmeverhältnis beider Ionen mit der Konzentration: meistens wird aus verdünnten Lösungen eine relativ größere Ionenmenge als aus konzentrierten aufgenommen. Allerdings waren alle von Meurer untersuchten Ionen unschädlich.

Zahlreiche Beobachtungen über den Einfluß der Konzentration auf das Aufnahmeverhältnis beider Ionen wurden von mir im Laufe dieser Untersuchungen gemacht, als es sich um das Herausfinden der geeignetsten Konzentration handelte: später habe ich diesen Punkt speziell betreffende Versuche mit Kichererbsen, Bohnen, *Ulva* und *Valonia* ausgeführt, wovon nur die Versuche mit *Cicer* hier ausführlich behandelt werden sollen (Tab. XI, S. 716).

Die absolute Aufnahme von Ca, Ba, Mg, Mn, K, NO_3 und SO_4 stieg stetig bei einer Konzentrationszunahme von 0,01 auf 0,2 Mol, d. h. von niederen bis auf beinahe plasmolytische Konzentrationen: für NH_4, Cl und PO_4 finden wir bei einer Konzentration von 0,1 Mol eine geringe Herabsetzung der absoluten Absorption, die dann bei weiterer Konzentrationssteigerung wiederum zunimmt. Eine nähere Betrachtung zeigt, daß die Aufnahme aller Ionen im Gebiete von 0,01 bis auf 0,1 Mol zunächst rasch, dann immer langsamer mit der Konzentration zunimmt, bis eine geringe Konzentrationssteigerung (in der Nähe von 0,1 Mol) überhaupt keine Förderung, bei einigen Ionen (NH_4, Cl, PO_4) sogar eine geringe Herabsetzung der Absorption bedingen würde. Wächst aber die Konzentration oberhalb 0,1 Mol weiter, so nimmt die Absorption aller Ionen wiederum sehr stark zu und nur gegen 0,2 Mol ist ein Nachlassen bei einigen Ionen (Ca, K, Cl, NO_3, PO_4, SO_4) nochmals zu beobachten. Oberhalb 0,1 Mol sind aber die Konzentrationen für *Cicer* beinahe plasmolytisch und können jedenfalls nicht lange ertragen werden, so daß dieses obere Aufnahmegebiet kaum mehr als das normale betrachtet werden kann.

Tabelle XI.

Cicer arietinum. 500 ccm. 8 Stunden. Temp. 15—17°.
Werte für 100 mg Wurzeltrockengewicht in 100 ccm.

Konzentration mol. Liter	Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen		Aufgenommener Prozentsatz		Absorbierte mg-Ionen	
	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion	Kation	Anion
	$CaCl_2$				$BaCl_2$			
0,2	10,8	8.6	2,13	3,44				
0,15	10,4	6,5	1,56	1,95				
0,1	8,5	3,1	0,85	0,62	18,4	4.2	1,84	0,84
0,075	8,9	4,9	0,67	0,74	8.9	6,1	0,62	0,91
0,05	10,2	4,5	0,51	0,45	5,6	10,8	0,28	1,08
0,025	19,2	4,0	0,48	0,20	7,3	11,8	0,18	0,59
0,01	25,0	3,5	0,25	0,07	8,4	8,1	0,08	0,16
	NH_4NO_3				$Ba(NO_3)_2$			
0,2	5,6	27.6	1,12	5,52				
0,15	4.2	27,5	0,63	4,13				
0,1	3,4	28,0	0,34	2,80	7,8	25,2	0,78	5,04
0,075	6,0	26,8	0,45	2,01	4,5	23,4	0,33	3,51
0,05	7,6	24,3	0,38	1,22	4,0	19,9	0,20	1,99
0,025	4.1	21,0	0,10	0,52	5,1	8,8	0,13	0,44
0,01	0	14,5	0	0,15	4.9	4.6	0,05	0,09
	$MgSO_4$				$MnSO_4$			
0.2	72,8	15,5	14,55	3,10				
0,15	58,6	13,4	8,70	2,01				
0,1	51,5	12,9	5,15	1,26	30,0	18,0	3,00	1,80
0,075	47,2	14,0	3,54	1,05	24,7	17,5	2,33	1,31
0,05	45,1	14,3	2,26	0,71	22,9	17,2	1,15	0,86
0,025	44,0	13,1	1,10	0,33	20,8	11,5	0,52	0,29
0,01	25,0	12,4	0,25	0,12	19,4	2,9	0,19	0,03
	KH_2PO_4				$(NH_4)_2HPO_4$			
0,2	29,0	41,5	5,80	8,30	29,8	41,3	11,90	8,26
0,15	27,0	39,2	4,05	5,88	22,4	37,8	6,72	5,67
0,1	21,8	32,4	2,18	3,24	19,1	28,0	3,82	2,80
0,075	22,4	44,1	1,68	3,31	27,0	39,2	4,05	2,94
0,05	21,1	47,5	1,05	2,37	30.9	44,9	3,09	2,25
0,025	16,5	43,0	0,41	1,07	20,1	43,0	1,01	1,08
0,01	8,7	35,4	0,09	0,35	5,6	39,5	0,11	0,40

Die relative (prozentische) Aufnahme ergibt ungefähr dasselbe Bild, nur scheiden dabei die Ionen in mehrere Gruppen, je nach der Konzentration, wo die maximale Absorption erreicht wird. Für Ca und Ba liegt sie bei 0,01—0,025, für NH_4 und PO_4 bei 0,05, für K und Cl bei 0,075, für Mg und NO_3 bei 0,1, für SO_4 bei 0,1—0,15 Mol. Die Werte der relativen Aufnahme ergeben im Gebiete von 0,01 bis auf 0,1 Mol eine gute Adsorptionsisotherme: oberhalb 0,1 Mol scheint eine zweite Adsorptionsisotherme vorzuliegen, wenn auch meine Beobachtungen bei höherer Konzentration unzureichend sind. Der physiologisch normalen Absorption entspricht aber nur die erste Adsorptionskurve; Pouget und Chouchak, Szücz und Czapek hatten die Absorptionssteigerung bei zunehmender Konzentration verschiedener Salze bereits als typische Adsorptionsisothermen gedeutet.

Haben diese Kurven für alle Ionen eine ähnliche Gestalt, so fallen dagegen Kardinal- und Wendepunkte auch für die Ionen eines und desselben Salzes kaum zusammen, ein Beweis, daß Kation und Anion gesondert adsorbiert werden. Die Mehraufnahme des Kations (Ca, Ba, Mg) oder des Anions (NO_3, PO_4) war bei allen Konzentrationen im gleichen Sinne zu beobachten; die starken Änderungen des Aufnahmeverhältnisses oberhalb 0,1 Mol waren wohl von der Permeabilitätsänderung der Wurzelzellen beim Verweilen in konzentrierten Lösungen bedingt, was mit den Erfahrungen an unbalancierten Lösungen im Einklang steht.

Die übrigen Versuchsobjekte ergaben im wesentlichen dieselben Ergebnisse.

VII. Verlauf der Ionenaufnahme.

Durch Verfolgung der Deplasmolyse wurde die Durchtrittsschnelligkeit verschiedener Salze von Janse (1888), van Rysselberghe (1899—1901), Pantanelli (1903—1904), Lundegårdh (1911), Osterhout (1912) wiederholt untersucht; Pfeffer (1877) hat auch die momentane Penetration von Säuren und Laugen, Janse von NO_3, van Rysselberghe von NO_3, Cl und SO_4 mikrochemisch festgestellt. Dabei wurde allgemein angenommen, daß die ganzen Salzmoleküle hereintraten; erst die Untersuchungen von Nathansohn und Meurer haben die ungleiche Aufnahmeschnelligkeit der Ionen erwiesen. Von *Codium* wurden NO_3, Cl, SO_4, Na innerhalb einer Stunde zum größten Teil ausgetauscht:

bei den Versuchen mit Knollen- und Wurzelscheiben machten Nathansohn und Meurer die erste Beobachtung meistens nach 1—2 Tagen. Die übrigen Autoren (Pantanelli und Sella, Colin und de Rufz, Plate) untersuchten die Veränderungen der Außenlösung erst nach mehreren Tagen.

Wir haben schon gesehen, daß Ionendurchtritt in wenigen Stunden, bei Hefezellen in wenigen Minuten erfolgt; man könnte danach denken, daß zunächst das ganze Salzmolekül hereindiffundierte, dann aber infolge einer Doppelumsetzung in der Zelle das eine Ion festgehalten, das andere sofort, und zwar in Form eines anderweitigen Salzmoleküls ausgeschieden wurde. Nach diesem auch von Ruhland ausgedachten Mechanismus würden die beobachteten Konzentrationsveränderungen in der Außenlösung ohne Heranziehung der Ionenpermeabilität zu erklären sein. Es war daher von großer Wichtigkeit, den zeitlichen Verlauf der Ionenaufnahme zu verfolgen.

Ich führe hier nur einige Versuche mit Bohnenkeimlingen und *Valonia* an, weil die Besprechung dieser äußerst komplizierten Vorgänge in der Kürze schwer wiederzugeben ist; Versuche an Weizenkeimlingen und *Ulva* mit verschiedenen Salzen lieferten dieselben allgemeinen Ergebnisse.

Es wurden kleine Kulturen mit je drei Keimpflanzen in 150 ccm Lösung benutzt; um zuverlässige Werte zu erhalten, wurden jedesmal die Flüssigkeiten von drei Kulturen vermischt, auf genau 150 ccm gebracht und analysiert. Es waren z. B. von *Vicia* 21 Kulturen für jeden Versuch notwendig (Tab. XII).

Trotz der recht ungleichen Ionenaufnahme haben die Kurven für Kation und Anion meistens dieselbe Gestalt. K, Br, Ba, NO_3 drangen sofort in die Zelle ein, so daß die maximale Absorption in der ersten Stunde bereits erreicht war; darauf wurden diese Ionen zum Teil wieder ausgeschieden und nach 4—16 Stunden war ihr Gehalt in den Zellen auf ein Minimum gesunken, um nachher wiederum langsam zu steigen. Na und PO_4 traten zuerst ziemlich schnell, dann aber langsamer ein und erreichten erst nach 4—8 Stunden das Maximum; dann setzte Exkretion ein und nach 32—64 Stunden fing die Aufnahme wiederum an. Ca, Zn und SO_4 wurden dagegen zunächst langsam, später etwas schneller absorbiert; das Maximum war gegen die achte Stunde erreicht, dann fand Ausscheidung und am zweiten oder dritten Tage wiederum Aufnahme statt.

Tabelle XII.

Vicia Faba. 150 ccm. Temp. 14—16°. Werte für 100 mg. Wurzeltrockengewicht in 100 ccm Lösung.

Versuchs-dauer	Aufgenommener Prozentsatz Kation	Aufgenommener Prozentsatz Anion	Absorbierte mg-Ionen Kation	Absorbierte mg-Ionen Anion	Aufgenommener Prozentsatz Kation	Aufgenommener Prozentsatz Anion	Absorbierte mg-Ionen Kation	Absorbierte mg-Ionen Anion
	0,05 mol. KBr				0,025 mol. Na_2HPO_4			
1 Stunde	59,4	30,2	2,97	1,51	53,7	84,6	2,69	2,12
2 Stunden	34,6	21,2	1,73	1,06	58,3	86,3	2,92	2,16
4 „	37,3	22,7	1,87	1,14	65,6	89,6	3,28	2,24
8 „	41,3	24,7	2,07	1,24	70,4	77,8	3,52	1,95
16 „	46,7	26,4	2,34	1,32	56,0	75,5	2,80	1,89
32 „	34,8	18,7	1,74	1,44	65,5	72,5	3,28	1,81
64 „	40,3	19,9	2,02	1,50	75,7	77,0	3,89	1,93
	0,025 mol. $Ca(NO_3)_2$				0,025 mol. $Ba(NO_3)_2$			
1 Stunde	3,2	70,2	0,08	3,51	72,1	62,3	1,80	3,11
2 Stunden	5,8	53,8	0,15	2,69	46,2	41,1	1,15	2,05
4 „	12,4	50,0	0,31	2,50	43,1	38,2	1,08	1,91
8 „	26,7	56,3	0,67	2,82	42,2	34,5	1,05	1,73
16 „	32,9	65,8	0,82	3,29	40,1	42,4	1,00	2,12
32 „	21,8	52,5	0,55	2,63	44,9	48,6	1,12	2,43
64 „	27,2	63,4	0,63	3,17	46,8	57,0	1,17	2,85
	0,025 mol. $(NH_4)_2SO_4$				0,025 mol. $ZnSO_4$			
1 Stunde	0	12,4	0	0,31	1,4	9,8	0,03	0,25
2 Stunden	0	14,5	0	0,36	9,0	12,7	0,22	0,32
4 „	3,5	17,7	0,18	0,44	35,8	13,0	0,85	0,33
8 „	6,9	24,0	0,35	0,60	49,4	19,1	1,23	0,48
16 „	12,3	20,0	0,61	0,50	43,7	14,9	1,09	0,37
32 „	16,2	21,2	0,81	0,53	46,6	15,8	1,14	0,39
64 „	18,1	26,3	0,90	0,66	53,7	17,8	1,34	0,45

Es ist zu bemerken, daß NH_4 in den ersten Stunden absolut nicht einwanderte, später aber in stetiger Weise absorbiert wurde, wodurch 1. die Unhaltbarkeit der Annahme einer Molekülabsorption unter sofortiger Ausscheidung des unwillkommenen Ions und 2. die verschwindend geringe Bedeutung einer interzellularen Ionenadsorption erwiesen werden.

Ferner zeigen diese Versuche, daß 3. Kation und Anion gesondert aufgenommen werden, 4. das Konzentrationsgefälle sich in beiden Richtungen stetig ändert, 5. jedes Ion bis zu einer bestimmten Konzentration aufgenommen, dann teilweise ausgeschieden, dann wiederum absorbiert wird usw. Der Vorgang vollzieht sich daher nach Art einer gehemmten Pendelschwingung, sofern keine ernährungsphysiologische Komplikationen oder toxische, die Permeabilität irrreversibel verändernde Wirkungen eingreifen[1]).

Was hier besonders wichtig erscheint, ist die völlige Unabhängigkeit der Ionenaufnahme trotz einer so verwickelten Reaktion: wir erkennen jetzt auch, warum bei längerer Versuchsdauer ein äquivalenter Verbrauch beider Ionen in bestimmten Fällen zu beobachten ist: Ionen, die man nach mehreren Stunden oder Tagen in der Außenflüssigkeit findet, waren vielleicht absorbiert und wiederum ausgeschieden worden oder es wurde das eine Ion sofort, das andere erst später, aber zuletzt bis zur Äquivalenz aufgenommen. Es absorbierten z. B. Weizenpflanzen aus 1 Liter 0,05 mol. $NaNO_3$:

	mg Ionen Na	mg Ionen NO_3	Verhältnis
in den ersten 24 Stunden:	14,21	30,21	0,47
„ „ weiteren 48 „ :	12,69	0	—
„ „ „ 72 „ :	1,75	0	—
in 6 Tagen:	28,65	30,21	0,95

Die Versuche mit *Valonia*, deren Zellsaftvolumen und -zusammensetzung mit Sicherheit ermittelt werden können, gestatten einen tieferen Einblick in diese merkwürdigen Erscheinungen zu werfen (Tab. XIII).

1 g frischer *Valonia*-Schläuche enthält fast genau 1 ccm Zellsaft. A. Meyer (1891 hat eine Analyse des Zellsaftes von *Valonia* geliefert; ich lasse einen Vergleich seiner Angaben mit meinen Bestimmungen an der zu den hier berichteten Versuchen gebrauchten *Valonia* folgen. 10 ccm Zellsaft enthielten:

	nach A. Meyer (1891)	nach mir (1914)
K	143,6 mg	113,6 mg
Na	4,7 „	34,9 „
Mg	2,4 „	5,12 „
PO_4	1,21 „	1,37 „
SO_4	17,99 „	18,12 „
Cl	131,2 „	148,7 „

1) Reversible Schwankungen der Permeabilität nach Zusatz von Elektrolyten sind von Osterhout (1912) beobachtet worden; vgl. auch Lepeschkin (1908—09), Tröndle (1909—10), Fluri (1910), Lundegårdh (1911) und meine früheren Erfahrungen an Schimmelpilzen (1904), Hefezellen (1905—06), Mucor (1906—07) usw.

Ein empfindlicher Unterschied ist nur beim K und Na zu verzeichnen; die Summe der mg-Ionen war aber im wesentlichen dieselbe (7,9 und 9,0), ein merkwürdiges Beispiel der Konstanz des Wahlvermögens bei dieser Siphonee.

Tabelle XIII.

Valonia utricularis. 10 g in 100 ccm Lösung. Temp. 16—18°.

Versuchsdauer	Aufgenommener Prozentsatz Kation	Aufgenommener Prozentsatz Anion	Absorbierte mg-Ionen Kation	Absorbierte mg-Ionen Anion	Aufgenommener Prozentsatz Kation	Aufgenommener Prozentsatz Anion	Absorbierte mg-Ionen Kation	Absorbierte mg-Ionen Anion
	0,5 mol. KBr				0,25 mol. $CaCl_2$			
15 Min.	10,0	3,8	4,97	1,89	11,4	0	2,84	0
30 „	10,3	3,8	5,13	1,89	22,3	0,09	5,59	0,04
1 Stunde	14,7	2,9	7,33	1,46	37,9	0,2	9,48	0,10
2 Stunden	15,9	2,1	7,96	1,06	40,5	2,0	10,13	1,01
4 „	14,7	1,7	7,33	0,83	40,6	1,4	10,15	0,71
24 „	5,3	2,1	2,65	1,06	40,7	1,2	10,17	0,61
	0,5 mol. NH_4NO_3				10 ccm 0,25 mol. $(NH_4)_2SO_4$ + 90 ccm Seewasser			
15 Min.	2,5	8,1	1,24	4,03	0	0	0	0
30 „	3,0	7,5	1,50	3,77	0	3,8	0	0,21
1 Stunde	3,5	9,6	1,75	4,81	0	3,1	0	0,17
2 Stunden	4,0	10,7	2,0	5,33	4	2,5	0,2	0,14
4 „	6,5	14,0	3,22	7,0	7	1,9	0,35	0,11
24 „	8,5	12,2	4,23	6,8	10	2,8	0,5	0,15
	10 ccm 0,25 mol. $MgSO_4$ + 90 ccm Seewasser				10 ccm 0,25 mol. KH_2PO_4 + 90 ccm Seewasser			
15 Min.	27,9	3,5	2,10	0,20	21,9	42,5	0,74	1,06
30 „	25,7	4,6	1,94	0,26	24,5	53,0	0,83	1,33
1 Stunde	19,5	3,9	1,47	0,22	28,6	61,5	0,97	1,54
2 Stunden	14,6	4,3	1,10	0,24	41,9	83,1	1,42	2,08
4 „	19,6	1,9	1,48	0,11	29,3	64,1	1,0	1,60
24 „	10,3	2,3	0,78	0,13	13,2	29,6	0,45	0,74

Die angeführten Versuche genügen zum Nachweis, daß auch bei *Valonia* die Penetration des Kations vollkommen unabhängig vom Verbrauche des Anions verläuft. SO_4, Br und Cl wurden z. B. zunächst schwach absorbiert, dann wiederum ausgeschieden, obwohl die Außenkonzentration beträchtlich höher war. Mg trat sehr schnell ein und hatte innerhalb 15 Minuten eine höhere Konzentration innerhalb als außerhalb der Zelle erreicht: dieser An-

häufung folgte aber Ausscheidung, dann wiederum Aufnahme usw. Wir haben hier ein Beispiel sehr ungleicher Regulation der Extrameabilität im Vergleich zur Intrameabilität.

NH_4 drang zunächst nicht ein, während doch das SO_4 einwanderte: später fing auch die Ammoniakabsorption an und verlief langsam bis zur Überschreitung des Gleichgewichtes in 24 Stunden. Aus der reinen NH_4NO_3-Lösung, wo die Ammonkonzentration bedeutend höher war, begann die Aufnahme von NH_4 sofort und setzte ununterbrochen fort: trotz der absolut stärkeren Aufnahme war aber nach 24 Stunden das Gleichgewicht noch nicht erreicht.

Ca, K, NO_3, PO_4 wurden schnell und viel über dem Diffusionsgleichgewicht absorbiert bis zu einem Maximum, das gegen die zweite bis vierte Stunde fiel: darauf kamen diese Ionen langsam wieder heraus, die Anhäufung war aber nach 24 Stunden noch erhalten.

Solche überaus schnelle Anhäufungserscheinungen von im Zellsaft nachweisbar keine Fällung eingehenden Ionen und der ganze Verlauf der Aufnahme zeigen, daß es sich kaum um Diffusionsvorgänge, wohl aber um Adsorption handelt. Denn nur im Falle einer Adsorption können die bereits aufgenommenen Ionen an die Außenflüssigkeit gegen die Diffusionskraft, d. h. unter Arbeitsleistung (aktive Ausscheidung) abgegeben werden, wie es im Kap. VIII näher erörtert wird.

Die Aufstellung der erwähnten Bilanzen der Aufnahme und Ausgabe, als wäre die Trennungsschicht zwischen Binnen- und Außenlösung ganz indifferent, hat also nur insofern eine Bedeutung, als sie die Erkennung der Anhäufung, der „aktiven“ Ausscheidung und der ungleichen Intra- und Extrameabilität gestattet, die mit einer Diffusions- oder Verteilungstheorie der Ionenaufnahme unvereinbar sind.

VIII. Über die Mechanik der Salzaufnahme.

Bei der Darstellung der empirischen Feststellungen habe ich von Ionenaufnahme und Ionenaustausch vorläufig gesprochen, um die Tatsachen unter Vermeidung längerer Ausdrücke kurz und klar zu beschreiben. Wir wollen jetzt näher betrachten, ob eine Ionenpermeabilität physikalisch verständlich ist und welche Folgen eine solche Ionenscheidung haben würde.

1. Eine Trennung und gesonderte Aufnahme der einzelnen Ionen ist in Anbetracht der ungeheuer starken elektrostatischen Anziehungskraft ohne Lieferung eines entsprechenden Energiequantums nicht denkbar. Doch wird die Entfernung eines einzigen Ions aus der Lösung auch ohne Kraftzufuhr möglich, wenn es zusammen mit einem aus dem Wasser stammenden H^+- oder OH^--Ion verschwindet, was man als Absorption der ganzen Basen- oder Säuremoleküle auffassen könnte (Osterhout 1912). Als Folge sammeln sich in der Außenlösung H^+- oder OH^--Ionen an, je nachdem Kationen (Basen) oder Anionen (Säuren) weggenommen wurden. Das wird von der Erfahrung bestätigt. Bei einer solchen Aufnahme der freien Base und freien Säure in äußerst starker Verdünnung und in ziemlich weiter Unabhängigkeit voneinander würde der äußere und der physiologische Effekt ganz derselbe bleiben, als ob die Zelle die freien Kationen und Anionen aufgenommen hätte, da in der Zelle jedes Ion sofort neue Gleichgewichte mit den dort vorhandenen Ionen eingeht und die H^+- und OH^--Ionen bald Gelegenheit finden, sich zu Wassermolekülen wiederum zu vereinigen.

Auch ein einfacher Ionenaustausch durch Diffusion im Sinne Nathansohns ist unter Voraussetzung gleicher Durchlässigkeit denkbar.

2. Unsere Beobachtungen, insbesondere die über Anhäufung einzelner Ionen weit oberhalb des Diffusionsgleichgewichtes, über den zeitlichen Verlauf der Aufnahme und über den Einfluß der Konzentration haben nachgewiesen, daß es sich kaum um Diffusionsvorgänge handeln kann; es liegen vielmehr typische Adsorptionen an die Plasma- oder allgemein gesagt an die Zellkolloide vor, wobei es zunächst gleichgültig erscheint, ob sich die Plasmakolloide im Hydrogel- oder im Hydrosolzustande befinden (Ostwald, 1911 und Lottermoser, 1911). Eine ähnliche Auffassung wird übrigens von Szücs (1910—12), Endler (1911—12), Czapek (1913) und anderen Forschern vertreten, welche sich in neuerer Zeit mit Adsorptionsvorgängen beschäftigt haben.

Hätte man ein ganz reines, von H- und OH-Ionen freies Adsorbens und eine ganz reine Lösung eines nicht hydrolysierten Salzes vor sich, so wäre sehr wahrscheinlich keine Salzadsorption zu beobachten (vgl. Estrup 1912—14), oder im Falle einer geringfügigen Adsorption dürften beide Ionen im gleichen Verhältnis

adsorbiert werden, wenn auch diese Forderung bisher in äußerst seltenen Fällen experimentell begründet wurde.

Bei den von mir und den übrigen Physiologen angewendeten Salzlösungen in Berührung mit lebendem Plasma hat man aber mit einem OH- und H-Ionen führenden Adsorbens (vgl. Endler 1912) und mit Elektrolytgemischen immer zu tun, da die meisten Salzlösungen hydrolysiert sind und durch bereits gelöste oder vom Versuchsobjekt ausgeschiedene Kohlensäure an Ionenarten bereichert werden. Eine weitere Anzahl von Gleichgewichtskombinationen kommt bei Anwendung mehrerer Salze, wie von balancierten Lösungen, Nährlösungen usw. hinzu. Damit sind aber die Bedingungen für eine Ionentrennung auf der Oberfläche jeder Plasmamizelle gegeben. Bekanntlich genügen Spuren von H- oder OH-Ionen, um eine Membran für wandernde Ionen permeabel zu machen (Elektroendosmose nach Perrin und Girard, 1907 bis 1912), und zwar entscheidet der Sinn der Membranladung über den Durchtritt von Kationen oder Anionen. Ist das Plasma negativ geladen oder enthält die Außenlösung OH-Ionen in solchem Überschuß, daß sich die Plasmaoberfläche sofort negativ lädt, so sammeln sich in beiden Fällen Kationen auf der Grenzschicht an (vgl. Endler, 1912) und werden H-Ionen in entsprechender Menge in der Lösung befreit (Ansäuerung); das Gegenteil geschieht, wenn sich das Plasma positiv gegen die Lösung lädt. Die Ionen treibende, resp. trennende Energie wird dabei vom Adsorptionspotential selbst geliefert, wie es heute kaum mehr zu bezweifeln ist (vgl. Michaelis, 1909, S. 71; Freundlich, 1909, S. 245).

Eine ungleiche Adsorption beider Ionen kann also schließlich in jedem Falle eintreten; denn die Unabhängigkeit der Kation- und Anionaufnahme stellt nur den einfacheren Fall bei der Salzadsorption dar (Estrup, 1914).

Der weitere Nachschub von Ionen zum Ersatz der zuerst adsorbierten minimalen Ionenmengen wird dann vom Diffusionspotential besorgt.

3. Da aber gleichsinnige Ionen sich bei der Adsorption innerhalb weiter Grenzen gegenseitig ersetzen und einander vertauschen können, wofür auch experimentelle Beweise vorliegen, so lassen sich die beobachteten kompensatorischen Ausscheidungen leicht erklären: ein vollständiger Austausch wird aber nur bei gleicher Durchlässigkeit des Plasmas in beiden Richtungen für die vertauschten Ionen möglich sein. Ebenso findet auch die

gegenseitige Hemmung der Aufnahme bei antagonistischen Kationen in der oft zu beobachtenden gegenseitigen Herabsetzung der Adsorption eine Erklärung (Michaelis und Rona, 1908). Die physikalischen Erfahrungen gestatten auch vorauszusehen, daß Austausch und Antagonismus gleichsinniger Ionen einer weitgehenden Abstufung je nach dem Konzentrationsverhältnis fähig sind.

4. Da die Adsorptionsvorgänge sehr rasch verlaufen, so ist rasche Aufnahme der adsorptionsfähigen Ionen zu erwarten, wie ich sie in der Tat für manche Ionen feststellen konnte. In anderen Fällen wurde aber eine im Vergleich zu physikalischen Adsorptionen enorm langsame Aufnahme konstatiert, und für einige Ionen verlief der Vorgang derart, als ob sie erst bei langer Berührung mit dem Plasma die Fähigkeit allmählich erlangt hätten, sich adsorbieren zu lassen.

Eine einheitliche Vorstellung über diese scheinbar widersprechenden Tatsachen läßt sich durch nähere Betrachtung des Absorptionsvorganges im Plasma selbst gewinnen. Wir haben im Plasma ein heterogenes System aus Hydrogelpartikeln oder -Maschen und Hydrosolflüssigkeiten vor uns, wobei man von den sehr wahrscheinlich allgemein vorhandenen, fein verteilten Lipoiden zunächst absehen kann; die Grenzschichten dürften hauptsächlich aus einem, wenn auch stark gequollenen Hydrogel infolge der unvermeidlichen Haptogenmembranbildung bestehen (Pfeffer, 1877, 1890; Lepeschkin, 1913). Die verschiedenen Phasen befinden sich unter einem wechselnden Quellungsdruck, weil in jedem Moment der Quellungsgrad durch die Ionenverteilung zwischen und innerhalb der einzelnen Phasen bestimmt wird; sobald aber die elektrische Ladung schwankt, kann eine Vergrößerung ebenso wie eine Verringerung des Quellungsgrades stattfinden, wie zahlreiche Erfahrungen über Ionenwirkung auf Quellung und Entquellung der Gele erwarten lassen. Dabei spielen aber die befreiten H- oder OH-Ionen wiederum die Hauptrolle. Kommt z. B. negativ geladenes Plasma in Berührung mit Kaliumsulfat, so steuert K aus den besagten Gründen hinein, die hydrolytisch gespaltenen OH-Ionen bewirken aber gleichzeitig eine plötzliche Zunahme der Quellung; d. h. Wasser wird auch mit absorbiert.

5. Die Wasserabsorption kann in bestimmten Fällen die Ionenaufnahme übertreffen; es tritt dann die sogenannte negative Adsorption des gelösten Stoffes ein. Schon 1905 habe ich die Unabhängigkeit der Wasser- und Salzaufnahme bei Keimpflanzen

nachgewiesen (vgl. Pfeffer, 1897, S. 111): obwohl meine Beobachtung späteren Forschern entgangen, ist doch ihre Richtigkeit von Hansteen (1910), Schreiner und Skinner (1910), Pouget und Chouchak (1910—12), Lundegårdh (1911) und Hasselbring (1914) bestätigt worden. Mittels kryoskopischer Messung habe ich dann 1911 die negative Adsorption von Stoffen im lebenden Plasma erwiesen. Obwohl die zuerst von Lagergren (1899) angegebene negative Adsorption von Hägglund (1910) geleugnet wurde, so kann man ihre Existenz nach den neueren Forschungen von Herzog (1908—12), Estrup (1912—14), Pomplun (1912), Schmidt-Walter (1912) und Oryng (1913) nicht mehr bezweifeln: an quellbaren Adsorbentien beobachtet man sie natürlich viel besser.

Negative Adsorption dürfte in allen Fällen eintreten, wo Ionen nicht oder sehr langsam durchtreten, während doch die Wasseraufnahme fortschreitet. Als Gegenstück ist eine Quellungsabnahme, d. h. Wasserabscheidung bei der Ionenaufnahme denkbar; ohne Messung des Volumens der Außenlösung würden wir dann keine oder eine scheinbar negative Ionenadsorption angeben.

6. Negative Adsorption durch Quellung kann auch erst als Folge einer sekundären Ionenwirkung erfolgen, wobei bereits aufgenommene Ionen gezwungen werden, das Plasma wiederum zu verlassen: ein derartiger Mechanismus würde schon genügen, um die Ausscheidung einer Ionenart in eine Lösung zu erklären, wo seine Partialkonzentration höher als im Plasma ist. Aus den Versuchen über Quellung in Salzlösungen ist es nämlich bekannt, daß infolge negativer Adsorption die Außenlösung bis zum Auskristallisieren des Salzes konzentriert werden kann. Die Quellungsenergie genügt, um derartige „aktive" Ausscheidungen gegen das Diffusionspotential zu verwirklichen. Da übrigens auch die Quellung ein Adsorptionsvorgang ist (Pfeffer, 1892), so handelt es sich bei der gegenseitigen Beeinflussung von Salz- und Wasseraufnahme immer nur um Adsorptionsgleichgewichte, die durch Verwendung derselben Betriebskraft hergestellt werden.

7. Die Berücksichtigung des unter dem spezifischen Ioneneinfluß in weiten Grenzen modifizierbaren Quellungszustandes des adsorbierenden Plasmas gestattet nicht nur alle möglichen Fälle von relativer Ionen- und Wasserabsorption zu erklären, sondern zeigt auch, warum so große Unterschiede in der Aufnahmeschnelligkeit der einzelnen Ionen zu beobachten sind. Quellungserscheinungen

vollziehen sich in der Tat um so träger, je geringer das Quellungspotential, d. h. je näher dem Solzustande das Gel ist, wie das der Fall gerade bei den Plasmabestandteilen ist; je nach der spezifischen Wirkungsintensität und der Richtung der Gleichgewichtsverschiebung der wirksamen Ionen nimmt die Quellungsschwankung verschiedene Zeit in Anspruch, mit der Änderung des Quellungszustandes variieren aber auch Ionengehalt des Absorbens und Adsorptionsbedingungen stetig.

Während die ausgelöste Quellungsvariation langsam verläuft, vollziehen sich Ionenaustausch und Entladung äußerst rasch, wodurch ganz neue Faktorenkonstellationen entstehen, die in bestimmten Fällen den vorher ausgelösten Wirkungen entgegenarbeiten. Die erste Quellungsvariation muß dann aufhören und durch eine neue, oft in entgegengesetztem Sinne ersetzt werden: das Prinzip von Aktion und Reaktion, welches besonders bei physiologischen Erscheinungen eine hervorragende Rolle spielt, fordert sogar, daß in allen Fällen eine Variation der Quellung, überhaupt der physikalischen Plasmazustände von entgegengesetzten Bestrebungen gefolgt wird.

Aus dem Unterschied in der Schnelligkeit des Ionenaustausches und der dadurch bedingten Quellungsvariation des Adsorbens, die ihrerseits eine neue Ionenverteilung herbeiführt, erklärt sich, warum trotz der ungeheuer schnellen Ionenwanderung die beobachteten Schwingungen bei der Aufnahme sich doch in meßbarer Zeit abspielen, um so mehr als nicht der ganze vorhandene Ionenvorrat auf einmal verbraucht wird, sondern nur die hydrolytisch gespaltenen minimalen Ionenmengen nach und nach ins Bereich der wirksamen Oberflächenkräfte gelangen.

8. Nach dem Gesagten erübrigt es sich, den Fall der langsam steigenden Permeabilität für bestimmte Ionen näher zu betrachten, denn das setzt nur eine Änderung der spezifischen Reaktion der Plasmakolloide voraus, die bei der unvermeidlichen chemischen Modifikation der Plasmabestandteile unter dem Einfluß bestimmter Ionen wohl zu erwarten ist (vgl. auch Lundegårdh (1911).

9. Die oft beobachtete gegenseitige Beeinflussung von Kationen und Anionen desselben Salzes findet auch in einer ungleichsinnigen Wirkung auf den physikalischen Zustand des Plasmas ihre nächste Erklärung, wobei die entgegengesetzten Wirkungen gleichzeitig oder zeitlich getrennt sein können.

10. Natürlich sind alle Adsorptionserscheinungen im lebenden Plasma, so auch die Ionenadsorptionen, beim ununterbrochenen chemischen Stoffwechsel mit chemischen Bindungen und Auflockerungen stark verknüpft, welche auch an dem oft zu konstatierenden Überschreiten der erwarteten Gleichgewichte schuld sind.

11. Die entwickelten Vorstellungen passen zunächst für den einfachsten Fall einer kolloiden Plasmamasse in Berührung mit der Außenlösung; infolge des Vorhandenseins größerer molekulardisperser Phasen innerhalb der Plasmamasse, die man als Vakuolen bezeichnet, kommen noch zahlreiche Komplikationen hinzu, und es ist z. B. eine Aktion und Reaktion auch auf der inneren Plasmaoberfläche bei jedem Wechsel der Ionenverteilung in der Plasmamasse zu erwarten. Die Binnenlösung kann auch durch chemische Bindungen mit eingreifen, die sich auf der Außenfläche des Plasmas nicht abspielen, und in diesem Sinne findet die ältere Anschauung von Janse (1888) über die Unabhängigkeit von Intra- und Extrapermeabilität eine Anwendung: das ungleiche Verhalten unserer Objekte bei der Aufnahme und Ausscheidung des nämlichen Ions zwingen zur Wiederaufstellung der Auffassung der Permeabilität als einer Resultante aus der jederzeit antagonistisch wirkenden Intra- und Extrapermeabilität. Die physikalisch-chemischen Erfahrungen über Adsorption lehren hier auch, daß die Entfernung des adsorbierten Stoffes nicht immer im gleichen Grade oder unter dem gleichen Kraftaufwande wie die vorausgehende Adsorption möglich ist, wenn z. B. chemische Bindung nachfolgt.

12. Ich möchte nun meine Darlegung mit dem Hinweis schließen, daß die direkte Feststellung der Adsorptionsnatur der Salzaufnahme und die sich ergebenden Energie- und Zustandsänderungen der hydrotropen Plasmakolloide mit der gleichzeitigen Aufnahme der lipoidlöslichen Stoffe in die emulgierten Lipoide ganz gut vereinbar ist, wie die Beeinflussung der Ionenaufnahme durch verdünnte Anaesthetica zeigt.

Das lebende Plasma verfügt also dank seiner Emulsionsnatur über zwei ganz verschiedene Mechanismen, die Adsorption in der wasserdurchtränkten Phase und die Auflösbarkeit in der Lipoidphase, um lipoidunlösliche [1]) und lipotrope Stoffe gleichzeitig zu absorbieren, während seine mit dem chemischen Stoffwechsel und dem physikalischen Stoffaustausch stetig variable elektrische Ladung die Ionen-

1) Über Zuckeradsorption bei Hefezellen vgl. Rubner, 1913.

aufnahme in weiten Grenzen zu variieren gestattet. Unter solchen Variationen können diejenigen, die vom physiologischen Standpunkte aus nützlich erscheinen, als Regulationen aufgefaßt werden: es ist wohl ein bedeutender Fortschritt, daß man solche Erscheinungen auch vom physikalischen Standpunkte aus rechtfertigen kann.

Fügen wir die Mechanik der Kolloidaufnahme durch Ultrafiltration hinzu, wie es dank den Untersuchungen von Ruhland (1912—14) in höchstem Maße plausibel wurde, so können wir das gleichzeitige Spiel der drei Mechanismen: 1. Adsorption wasserlöslicher Stoffe, einschl. Ionen; 2. Lipoidlöslichkeit; 3. Kolloidfiltration als die normale Ausrüstung der Zelle betrachten, um allen Anforderungen des Stoffaustausches gerecht zu werden.

IX. Schlußfolgerungen.

I. Die Salzaufnahme durch lebendes Plasma ist ein Adsorptionsvorgang.

II. Nicht die ganzen Salzmoleküle, sondern die einzelnen Ionen werden gesondert adsorbiert.

III. Kation und Anion werden meistens in recht ungleicher Menge adsorbiert, nicht nur die Adsorptionsisotherme, sondern auch die Zeitkurve ist für die Aufnahme beider Ionen sehr verschieden.

IV. Die Annahme einer gesonderten Absorption von freier Base und freier Säure ist überflüssig, da die natürliche elektrische Ladung der Plasmakolloide das zur Ionentrennung führende Adsorptionspotential schafft. Übrigens würde sich das Bild auch beim ausschließlichen Durchtritt von Säure- und Basenmolekülen kaum ändern.

V. Die Ionenadsorption ist von der Wasseradsorption (Quellung) ganz unabhängig; die weitgehende Möglichkeit der negativen Adsorption in den Plasmakolloiden ist erwiesen; dadurch wird auch die Betriebskraft für die „aktive" Ionenausscheidung gewonnen.

VI. Die Aufnahmeschnelligkeit variiert mit der Ionennatur; langsam permeierende Ionen erlangen bei langer Berührung die Fähigkeit, vom Plasma sich adsorbieren zu lassen.

VII. Die zeitliche Aufnahme der Ionen vollzieht sich nicht geradlinig, sondern nach Art einer gehemmten Schwingung. Die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung dürfte in dem Umstande liegen, daß die von der Ionenaufnahme bedingte Quellungsvariation der Plasmagele weit langsamer als die Herstellung des Ionengleich-

gewichtes verläuft, so daß die Reaktion erst später als die Aktion und unter schon veränderten Bedingungen einsetzt.

VIII. Oberhalb einer bestimmten Konzentration bewirken alle Ionen eine Steigerung der spezifischen Permeabilität, wodurch ein neues Adsorptionsgebiet eröffnet wird.

IX. Das Bestehen einer gesonderten Intra- und Extrapermeabilität für Ionen wird direkt gezeigt.

X. Schwache Narkose verringert die Aufnahme der meisten, doch nicht aller Ionen; physiologische, d. h. unbestimmte Faktoren scheinen dabei mitzuwirken, denn es wird die Aufnahme nützlicher Ionen von schwacher Narkose verringert, die von schädlichen Ionen oft gefördert.

Neapel, k. Botanisches Institut und Zoologische Station.

Literatur.

Aso und Bahadur, Bull. Coll. Agric., Tokyo, Bd. VII (1907), p. 39.

Bechhold und Ziegler, Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. LVI (1906), S. 105.

Benecke, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXV (1907), S. 322—337.

Bethe, Arch. f. ges. Physiol., Bd. CXXIV (1908), p. 541.

Brown, Proceed. Roy. Soc., Serie B., LXXXI (1909), p. 82—93.

Chouchak, Comptes rendus, Bd. CLVI (1913), p. 1696—1701; 1784—1787.

Colin et De Rufz de Lavison, Comptes rendus, Bd. CL (1910), p. 1074. Rev. gen. Bot., Bd. XXII (1910), p. 337—344.

Czapek, Biochemie der Pflanzen, II. Aufl., 1913.

De Rufz de Lavison, Rev. gen. Bot., Bd. XXII (1910), p. 225—241; Bd. XXIII (1911), p. 177—211. Ann. Sc. Natur., Bot., (9), Bd. XIV (1911), p. 97—193.

Drevs, Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen. Diss. Rostock, 1896.

Ehrenberg, Landwirtsch. Versuchsst., Bd. LXIX (1908), S. 259.

Endler, Biochem. Zeitschr., Bd. XLII (1912), S. 440—469; Bd. XLV (1912), S. 365 bis 411.

Estrup, Kolloid-Zeitschrift, Bd. XI (1912), S. 8; Bd. XIV (1914), S. 8—29.

Fluri, Flora, Bd. IC (1909), S. 82—126.

Freundlich, Kapillarchemie, 1909.

Girard, Comptes rendus, Bd. CXLVIII (1909), p. 1047—1050; 1186; Bd. CL (1910), p. 1446.

Hägglund, Kolloid-Zeitschr., Bd. VII (1910), S. 31.

Hall, Gimingham und Miller, Proceed. Roy. Soc. B, Bd. LXXX (1908), S. 196 bis 211.

Hansteen-Cranner, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVII (1910), S. 289—376; Bd. LIII (1914), S. 536—599.

Hasselbring, Botan. Gaz., Bd. LVII (1914), p. 52—53.
Herzog, Kolloid-Zeitschr., Bd. II, Suppl. 2, S. III (1908). Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. LVII (1908), S. 315.
— und Betzel, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. LXVII (1910), S. 309.
— und Adler, Kolloid-Zeitschr., Bd. VIII (1911), S. 209.
Hibbard, Centralbl. f. Bakteriol., Bd. II, XXXVIII (1913), S. 302—308.
Höber, Arch. ges. Physiol., Bd. CXX (1907), S. 492; Physik. Chemie der Zelle. 3. Aufl., 1913.
Hutchinson und Miller, Journ. Agric. Science. Bd. III (1909), p. 179. Centralbl. f. Bakt. II, Bd. XXX (1911), S. 513—547.
Janse, Versl. en Med. Kon. Ak. Wet., Amsterdam, Nat. (3), Bd. IV (1888), p. 332.
Kisch, Zeitschr. f. Biol., Bd. LX (1913), S. 399—456.
Knop, Landwirtsch. Versuchsstat., Bd. II (1860), S. 75; Bd. III (1861), S. 295; Bd. IV (1862), S. 137.
Kohn und Czapek, Beitr. z. chem. Phys. u. Path., Bd. VIII (1906), S. 302—312.
Kossowitsch, Russ. Journ. f. exper. Landw., Bd. II (1901), S. 635; Bd. V (1904), S. 598.
Krehan, Lotos, Bd. LXII (1914), S. 52—56.
Krüger, Landw. Jahrbücher, Bd. XXXIV (1905), S. 761. Centralbl. f. Agr. Chemie, 1910, S. 835—837.
Lagergren, Bihang t. Sv. Ak. Wet. Handl., Bd. XXIV, 2., N. 4 und 5 (1899). Beiblätter Ann. d. Physik, Bd. XXIII (1899), p. 544.
Lepeschkin, Beihefte z. Bot. Centralbl., Bd. XIX (1906), S. 409—452; Bd. XXIV (1909), S. 308—356. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXVIa (1908), S. 198 bis 214; 231—237; 724—735; Bd. XXVIII (1910), S. 91—103; 383—393; Bd. XXIX (1911), S. 181—190; 247—261; 349—355. Kolloid-Zeitschr., Bd. XIII (1913), S. 181.
Lillie, Amer. Journ. Physiol., Bd. XXIX (1912), S. 372—397; Bd. XXX (1912), S. 1—17; Bd. XXXI (1913), S. 255—287.
Lottermoser, Zeitschr. f. Elektrochemie, Bd. XVII (1911), S. 806.
Lundegårdh, Svenska Vet. Ak., Handl., Bd. XLVII (1911), p. 3—254.
Mac Cool, Mem. Cornell Univ., Agr. Exp. Sta., 1913, p. 121—216.
Maschhaupt, Verslag Landboukund. Onderz. Rjikslandbouwproefstat. 1911, S. 50—93.
Masius, Dissert. Leipzig, 1908.
Mazé, Ann. Inst. Pasteur, Bd. XI (1897), p. 125; Bd. XIV (1900), p. 26; Bd. XXVII (1913), p. 1093—1143; Bd. XXVII (1913), p. 651—681; Bd. XXVIII (1914), p. 21—47. Comptes rendus, Bd. CXXVII (1898), p. 1061; Bd. CLII (1911), p. 452 bis 456; Bd. CLIV (1912), p. 1711—1714; Bd. CLVII (1913), p. 495—498; Bd. CLIX (1914), p. 271—274.
Meurer, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLVI (1909), S. 503—567.
Meyer, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. IX (1891), S. 77—79
Michaelis, Dynamik der Oberflächen, 1909.
— und Rona, Biochem. Zeitschr., Bd. XV (1908), S. 196; Bd. XVI (1909), S. 489.
Morawitz, Kolloid-Zeitschr., Bd. VI (1910), S. 259. Kolloidchem. Beihefte, Bd. I (1910), S. 301.
Nagaoka, Bull. Coll. Agric., Tokyo, Bd. VI (1904), p. 285.
Nathansohn, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII (1902), S. 241; Bd. XXXIX (1903), S. 507—645; Bd. XL (1904), S. 403—442. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XIX (1901), S. 509; Bd. XXII (1905), S. 556—560; Der Stoffwechsel der Pflanze, 1910.

Nikitinski, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL (1904), S. 11—30.

Niklewski, Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXVII (1909), S. 224.

Oryng, Kolloid-Zeitschr., Bd. XIII (1913), S. 14—16.

Osterhout, Botan. Gaz., Bd. XLII (1906), p. 127—134; Bd. XLIV (1907), p. 259 bis 272; Bd. XLV (1908), p. 117—124; Bd. XLVI (1908), p. 53—55; Bd. XLVII (1909), p. 148—149; Bd. XLVIII (1909), p. 98—104; Bd. LIV (1912), p. 522 bis 536; Bd. LV (1913), p. 446—551; Bd. LVIII (1914), p. 178—186; 272 bis 276; Univ. California Publ., Botany, III (1908), p. 331—337; Science, Bd. XXXIV (1911), p. 187—189; 350—352; 571—576; Bd. XXXV (1912), p. 112—115; Bd. XXXVIII (1913), p. 408—409; Bd. XXXIX (1914), p. 292—293.

Ostwald, Arch. ges. Physiol., Bd. CXI (1906), p. 581—607. Van Bemmelens Gedenkboek (1911), p. 267.

Paine, Proc. Roy. Soc., B., Bd. LXXXIV (1911), p. 289—307.

Pantanelli, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XL (1904), S. 303—369. Annali di Botan., Bd. II (1905), p. 345—324; Bd. III (1905), p. 113—134; Bd. IV (1906), p. 1 bis 46; Bd. V (1906), p. 227—268; 355—416. Landwirtsch. Jahrbücher, Bd. XXXV (1905), S. 665. Arch. Farmacol. sperim., Bd. XII (1911), p. 225.

— und Sella, Rendic. Acc. Lincei, (5), Bd. XVIII (1909), II. Sem., p. 481—488.

— und Severini, Staz. sper. agr., Bd. XLIII (1910), p. 449—544; Bd. XLIV (1911), p. 873—908.

Perrin, Journ. Chimie Physique, Bd. II (1904), p. 601.

Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877. Plasmahaut und Vakuolen, 1890; Pflanzenphysiol., Bd. I (1897).

Plate, Rendic. Accad. Lincei, (5), Bd. XXIII (1914), I. Sem., p. 839—844.

Pomplun, Dissert. Halle, 1912.

Pouget et Chouchak, Rev. gen. Chimie, Bd. XIII (1910). Journ. f. exp. Landw., Bd. XI (1910), p. 825—831; Bd. XIII (1912), p. 823—828; Comptes rendus, Bd. CLIV (1912), p. 1709—1711.

Prjanischnikow, Landwirtsch. Versuchsstat., Bd. XLVI (1901), S. 132; Bd. LXV (1906), S. 23; Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXII (1904), S. 184—191; Bd. XXIII (1905), S. 2; Bd. XXVI (1908), S. 717; Bd. XXVI (1909), S. 716—724. Landwirtsch. Versuchsst. LXXV (1911), S. 357—376.

Raciborski, Bull. Acad. Sciences, Cracovie, Juli 1905, p. 461—471.

Rautenberg und Kühn, Landw. Versuchsstat., Bd. VI (1864), S. 335.

Richter, Mitt. d. Naturwiss. Ver. Univ. Wien, Bd. IX (1911), S. 14.

Ritter, Biochem. Zeitschr., Bd. LX (1914), S. 370—377.

Rubner, Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wiss., Bd. VII (1913), S. 232—241.

Ruhland, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLVI (1908), S. 1—54; LI (1912), S. 376 bis 431; LIV (1914), S. 391—447. Zeitschr. f. Botanik, I (1909), S. 747—762. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXVI a (1908), S. 772—782; Bd. XXX (1912), S. 139—141; Bd. XXXI (1913), S. 304—310; 553—556; 578—580. Biol. Centralbl., Bd. XXXIII (1913), S. 337—351. Kolloidzeitschr., Bd. XIV (1914), S. 48 u. 49.

Schmidt, Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. LXXIV (1910), S. 689.

Schmidt-Walter, Kolloidzeitschr., Bd. XIV (1914), S. 242—253.

Schreiner und Skinner, Bot. Gaz., Bd. L (1910), S. 1—30.

Schroeder, Flora, Bd. CII (1911), S. 186—208.

Schulow, Journ. f. exper. Landw., Bd. III (1904), S. 711—719; XI (1912), S. 205.

Snell, Flora, Bd. XCVIII (1907), S. 213—249.

Söderbaum, Landw. Versuchsstat., Bd. LXIII (1905), S. 247.

Szücs, Anz. d. Wiener Akad. f. Wiss., Bd. CXIX (1910), S. 285 u. 286; 737—773. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. LII (1912), S. 85—142; LII (1913), S. 269—332.

Tröndle, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLVIII (1910), S. 171—279.

True und Bartlett, U. S. Dep. Agr., Bur. Plant. Ind., Bull. 231 (1912), 36 pp.

Vandevelde, Onderzoekingen over plasmolyse. Brugge, 29. IX. 1901 (V. Vlaamscher Kongreß f. Natur- und Geneeskunde).

Van Rysselberghe, Mém. Acad. Belg., Bd. LVIII (1899). Bull. Acad. Belgique, 1901, S. 173—221. Recueil Inst. Bot. Bruxelles, Bd. VI (1905), p. 157—217.

Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten.

Von

Georg Klebs.

Mit 4 Textfiguren.

Während die periodischen Bewegungen der Pflanzen, z. B. die Tag- und Nachtstellungen der Blätter und Blüten, seit den bahnbrechenden Arbeiten Pfeffers ein sehr genau bearbeitetes Gebiet der allgemeinen Physiologie darstellen, sind die Probleme, die sich an die periodischen Entwicklungsvorgänge knüpfen, noch heute ein Tummelplatz schroff widerstreitender Meinungen. Allerdings liegen die Beweise bereits klar dafür vor, daß die in der freien Natur periodisch verlaufenden Entwicklungsprozesse bei niederen Pflanzen, Algen und Pilzen im notwendigen Zusammenhange mit ihrer Umgebung stehen. Aber diese Tatsachen, wie viele andere, die bei höheren Pflanzen bereits festgestellt worden sind, haben noch nicht die Vorstellung beseitigt, nach der die Entwickelungsprozesse der höheren Pflanze wesentlich allein von ihrer erblichen Struktur bestimmt werden. Diese Annahme ist gerade durch das Verhalten der tropischen Bäume anscheinend gestützt worden, seitdem Treub, Haberlandt (1893) und besonders Schimper (1898) nachgewiesen hatten, daß solche Bäume in einem ziemlich gleichmäßigen warmen und feuchten Klima periodisch wachsen und ruhen.

In einer Arbeit von 1911 habe ich auf Grund meiner Beobachtungen und Versuche in Buitenzorg den Nachweis geführt, daß die Periodizität durch äußere Einwirkungen verändert werden kann, und daraus die Folgerung gezogen, daß sie überhaupt von der Außenwelt abhängig ist. Als dann Volkens (1912) seine wichtigen Beobachtungen aus Buitenzorg ausführlich veröffentlichte und meine Auffassung zurückwies, habe ich 1912 einige Resultate meiner Versuche mit tropischen Pflanzen in Heidelberg bekannt

gemacht. Sie zeigten zwei wesentliche Ergebnisse: 1. es gibt eine ganze Anzahl Tropenpflanzen: Kräuter, Stauden, Sträucher, Bäume, die ein ganzes Jahr ununterbrochen fortwachsen — es waren 8 verschiedene Arten. Ich kann noch drei andere hinzufügen: *Blechnum brasiliense* als Vertreter der Farngruppe, ferner *Lantana camara*, ein in Java überall verbreiteter Strauch, und der ebenfalls dort gemeine *Phyllanthus pulcher*. 2. es gibt Tropenpflanzen, die als ältere Bäume in Java monatelang ruhen, als jüngere Pflanzen entweder ständig das ganze Jahr wachsen oder nur im Zusammenhang mit der geringen Lichtintensität eine Zeitlang in unserem Winter ruhen.

Aber auch diese Tatsachen haben den Glauben an eine bestimmte erbliche Periodizität nicht erschüttern können, wie aus den Arbeiten von Drude (1913), W. Magnus (1913) u. a. hervorgeht. In der neuesten Arbeit von Simon (1914) findet man wieder ein reiches Material von Beobachtungen, die das periodische Verhalten zahlreicher Tropenbäume in Java schildern. Die von mir festgestellten Tatsachen werden nicht näher berücksichtigt, mein Erklärungsversuch wird abgewiesen, und an seine Stelle tritt wieder die erbliche Periodizität.

Aus den Arbeiten von Schimper, Volkens, Simon lernen wir kennen, daß tropische Bäume im Klima von Westjava abwechselnd wachsen und ruhen. Ferner erfahren wir, daß das Treiben resp. die Ruhe in keinem erkennbaren Zusammenhang mit Licht, Feuchtigkeit und Temperatur steht. Es ist schon heute klar, daß es auf dem Wege, den diese Forscher beschritten haben, aussichtslos ist, eine Erklärung der Periodizität zu geben. Das Ergebnis ist auch in dieser Beziehung rein negativ. Simon ist keinen Schritt weiter gekommen als Schimper, nur daß die Zahl der Einzelfälle sehr vermehrt worden ist. Ich habe schon mehrfach hervorgehoben, daß diese Annahme einer erblichen Periodizität nur auf unzureichender Kenntnis der Beziehungen von Pflanze und Außenwelt beruht, daß sie auch unter diesen Umständen keinen Erklärungswert besitzt — eine Auffassung, die Volkens (1912, S. 142) eigentlich auch teilt. Die Frage nach dem Wesen der Periodizität bleibt genau so offen, als wenn man sagen würde, wir kennen die Gründe der Periodizität nicht.

Man kann nun ganz vorurteilsfrei das Problem in Angriff nehmen, indem man einfach festzustellen versucht, wie das Wachstum der Sprosse tropischer Pflanzen unter bekannten und

dabei vielfach veränderten Bedingungen verläuft. Auf diesem Wege ist es wirklich möglich, die Reaktionsweisen der gegebenen spezifischen Struktur einer Pflanze im Verhältnis zur Außenwelt zu erkennen. Je weiter diese Kenntnis fortschreitet, um so besser wird man dann auch später das Verhalten unter den Bedingungen der freien Natur verstehen lernen.

Aus diesem Grunde habe ich seit Sommer 1911 die Untersuchungen an tropischen Pflanzen, besonders Baumarten, konsequent weiter geführt. Im Laufe der Jahre habe ich mit zahlreichen Pflanzen gearbeitet mit sehr verschiedenem Resultat, weil nicht jede Tropenpflanze sich unter den Bedingungen meines Gewächshauses immer gut entwickelt. Aber gerade eine Anzahl der Arten, mit denen ich bereits in Buitenzorg experimentiert hatte, haben sich als geeignet erwiesen. Wegen des beschränkten Raumes, der der Abhandlung zur Verfügung steht, bespreche ich nur eine kleine Anzahl der Versuchspflanzen.

Das Instituts-Gewächshaus, das aus einer kühleren und einer wärmeren Abteilung besteht, liegt nach Süden. Im Sommer sind bei dem hohen Sonnenstande die Beleuchtungsverhältnisse sehr gut, an sonnigen Tagen mußten während der heißen Stunden Schattendecken angewandt werden; zugleich wurde stark gelüftet. Im Winter dagegen war die Lage nicht gut, weil bei dem niedrigen Sonnenstande gegenüberliegende Häuser den Zutritt der Sonne nur wenige Stunden gestatteten. Das Gewächshaus wurde im Winter wie Sommer geheizt. Als Beispiel für die Temperaturverhältnisse gebe ich die Zahlen für das Jahr 1913, die auf den täglichen Messungen mit Hilfe eines Maximum-Minimum-Thermometers beruhen (siehe Tab. 1).

Die für das Wachstum sehr entscheidenden Minimum-Temperaturen bewegten sich zwischen 19—20° in den Wintermonaten, 21—24° in den Sommermonaten. Die Feuchtigkeit der Luft war im ganzen Winter sehr hoch, am Tage 70—80%, in der Nacht 80—95%; während des Sommers konnte sie bei starker Lüftung am Tage zeitweilig bis auf 50—60% sinken, während sie in der Nacht 80—95% betrug.

Die Pflanzen wurden zum Teil frei in einen Erdhügel gesetzt — eine Methode, die sich sehr bewährt hat. Ich benutzte mit wenigen Ausnahmen die Tablette, die auf der Südseite lag. Die Wurzeln verbreiteten sich vielfach in den Nachbarhügeln, so daß auch hier ein Konkurrenzkampf um die Nährsalze zwischen benach-

barten Pflanzen eintrat. Die Erde verändert sich mit der Zeit, namentlich im Winter bei der großen Feuchtigkeit, bei der die Cyanophyceen sehr gut gedeihen. Von Zeit zu Zeit wurde die Erde aufgelockert und gewöhnlich im Herbst und Frühling bei möglichster Schonung der Wurzeln durch frisch gedüngte Erde ersetzt.

Tabelle 1.

Temperaturen in der warmen Abteilung des Instituts-Gewächshauses im Jahre 1913 in C°.

Monat	Durchschnitts-Temperatur	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Absolutes Maximum	Absolutes Minimum
Januar . .	24	27,1	20,9	30,6	15,9
Februar .	24,2	28,7	19,7	35,4	17,3
März . .	25,5	30,4	20,6	38,7	18,7
April . .	26,5	32,3	20,8	39,8	17,6
Mai . . .	28,6	35,6	21,7	42,6	19,4
Juni . .	30	36	23,8	42	20,5
Juli . . .	29,5	35,9	23,1	44,2	20,4
August . .	28,8	35,6	22,1	45,2	18,2
September .	25,9	30	21,8	39,5	19,4
Oktober .	25,2	29,7	20,7	33,4	19
November .	23,4	27,1	19,7	30,6	18,5
Dezember .	21,9	24,5	19,3	31,2	14,4

Ich bestimmte in erster Linie das Wachstum durch tägliche Messungen der Blätter. Ich maß die Blätter durch Anlegung eines Millimeterstabes. Bei Blättern von *Terminalia*, *Theobroma* lassen sich die Messungen genau genug ausführen, der Fehler beträgt nicht mehr wie $\pm$ 1 mm. Dagegen bei den stark geteilten Blättern, z. B. von *Albizzia*, *Pithecolobium* steigt der Fehler auf $\pm$ 2 mm. Für die Zwecke meiner Untersuchung ist die Genauigkeit ausreichend, die wesentlichen Resultate würden nicht verändert werden bei genaueren Wachstumsmessungen.

Die Messungen wurden täglich am Morgen ausgeführt, im Sommer zwischen $8^1/_2$ und 9 Uhr, im Winter zwischen 9 und $9^1/_2$ Uhr. Eine Unterbrechung erfuhren die Messungen gewöhnlich durch eine Reise im April und August (1912 auch im September, 1914 keine Unterbrechung). Vor der Reise wurden die letzten jungen Blätter bezeichnet, nach der Reise das Resultat des Zuwachses

bestimmt. Bei den näher besprochenen Pflanzen findet in den genannten Monaten stets das Wachstum statt; die eigentlich kritische Zeit ist wegen des Lichtmangels der Winter.

Da die Angaben der täglichen Messungen viel zu umfangreich sind, so werde ich mich im folgenden auf gewisse Resultate, die sich auf das Blattwachstum beziehen, beschränken. Ich gebe die Zahl in Tagen an, die das Blatt von einer gemessenen Anfangsgröße bis zu seiner Endgröße gebraucht hat. Ich berechne daraus die durchschnittliche Zuwachsgröße pro Tag — eine Zahl, die eine gute Vorstellung von den verschiedenen Wachstumsgrößen, z. B. zu verschiedenen Zeiten des Jahres gibt.

Terminalia catappa (Fig. 1, S. 740) **(Combretaceae).**

Dieser in Java einheimische und überall kultivierte Baum ist an seinem ursprünglichen Standort nahe der Meeresküste höchstens für eine Woche blattlos (Koorders und Valeton IX, S. 26). Im Garten von Buitenzorg erfolgte nach den Beobachtungen von Volkens (1912, S. 13) an 20 Bäumen ein starker Laubabfall Ende Februar bis Mitte März, worauf durch Treiben der Knospen die neue Belaubung entstand. Ende Juli wurde das Laub wieder rot, und nach den Beobachtungen von Smith, die Volkens anführt, warfen die Bäume zum zweiten Male ihre Blätter ab und belaubten sich darauf von neuem. Ich konnte im Winter 1910/11 feststellen, daß ein Baum des Gartens von Ende Dezember bis Mitte Februar völlig ruhte; die Entblätterung eines Zweiges am 7. XII. 10 hatte keinen Erfolg (Klebs, 1912, S. 261).

Terminalia ist auch von Simon (1914, S. 88—90) untersucht worden. Abgesehen von mancherlei Verschiedenheiten bei den einzelnen Individuen bestätigte Simon die Beobachtungen von Volkens. Teils im Januar, teils im Februar oder März warfen die Bäume ihr Laub ab und trieben ziemlich gleichzeitig die neuen Blätter aus. Über ein zweites Treiben wird nichts berichtet. Dagegen gibt Wright (1905, S. 441) an, daß *Terminalia* zweimal im Jahre in Ceylon das Laub abwirft und dann treibt, das erste Mal Januar bis Februar, das zweite Mal August bis September.

Im Winterhalbjahr 1910/11 standen mir in Buitenzorg eine Menge Topfexemplare von *Terminalia* zur Verfügung. Sie waren etwa zweijährig und seit der Keimung nicht umgepflanzt. Das

Verhalten war sehr charakteristisch. Die meisten Exemplare gingen nach der Bildung einiger neuer Blätter zur Ruhe über oder ruhten gerade, als ich sie untersuchte. Ich konnte die Ruhe beseitigen, indem ich die alten Blätter entfernte oder ihr Abfallen durch Verdunkelung bewirkte (Klebs, 1911, S. 35). Nach einiger Zeit des Wachstums gingen die Exemplare von neuem zur Ruhe über, konnten aber wieder durch Entblätterung zu einer neuen Blattbildung veranlaßt werden. Diese jüngeren Topfpflanzen verhielten sich demgemäß ganz anders als die älteren Bäume des Gartens. Ich gebe die Beobachtungen an den beiden Exemplaren, die ich nach Heidelberg schickte und hier weiter untersuchte.

Pflanze I.

An diesem Exemplar hatte ich aus anderen Gründen eine halbseitige Ringelung (1 cm) gemacht, die übrigens in einigen Wochen verheilte. Es war die einzige Pflanze unter zwölf, die bei sehr langsamem Wachstum keine Ruhe zeigte: als Beispiel gebe ich die Messungen zweier Blätter.

Datum der Beobachtung[1])	Anfangs-größe		End-größe		Zuwachs in cm	Zeit in Tagen	Zuwachs pro Tag
12. XI. 10 bis 11. I. 11	2,6	—	13,9	=	11,3	60	0,2
18. XII. 10 „ 7. II. 11	1	—	13,9	=	12,9	51	0,23

Pflanze II.

Am 27. X. 1910 hatte die Pflanze 7 Blätter, das jüngste von 2 cm Länge: bis zum 3. I. entwickelten sich 3 neue Blätter:

31. X. 10 bis 6. XII. 10 2 —14,5 = 12,5 cm: 36 Tg.: pro Tg. 0,3 cm
28. XI. 10 „ 22. XII. 10 2 —13,8 = 11,8 „ ; 24 „ ; „ „ 0,5 „
10. XII. 10 „ 3. I. 11 1,8—12,4 = 10,6 „ : 24 „ : „ „ 0,4 „

Das jüngste Blatt wuchs seit dem 22. XII. nicht weiter; am 3. I. war die Pflanze ganz in Ruhe. Am 3. I. wurde sie entblättert; am 11. I. traten 3 junge Blätter hervor: 5,6; 3,6; 2,6 cm lang. Sie entwickelten sich bis zum 7. II. zu Längen von 14,9; 18,8; 12,6 cm, dazu kamen 3 neue Blätter. Die Pflanzen wurden dann in einen Wardschen Kasten gepflanzt und reisten darin nach Heidelberg.

1) Da die Tabellen in der ganzen Arbeit nach dem gleichen Schema gemacht worden sind, wiederhole ich diese Bezeichnungen nicht mehr.

Zur Orientierung über die Blattgröße gebe ich einige Messungen der Gesamtlänge an den Blättern von Topfpflanzen sowie einiger Blätter eines erwachsenen Baumes:

Durchschnitts- länge	20 Blätter Topfpflanzen	17,2 cm,	Min. 13,8,	Max. 23,6
	7 „ älterer Bäume	27,5 „	„ 22	„ 32

Pflanze I in Heidelberg.

Ende April 1911 wurde die Pflanze in einen Topf mit neuer Erde gesetzt: sie begann ein kräftiges Treiben, das im Mai und



Fig. 1. *Terminalia catappa.*
Pflanze aus Buitenzorg, 24. VI. 1911 frei im Gewächshaus (Heidelberg) ausgepflanzt, 11. X. 1911 in einen Topf gesetzt. Am 11. VII. 1912 photogr.; $^1/_{20}$.

Juni fortging. Am 24. VI. 1911 wurde sie in einen Erdhügel im Gewächshaus frei ausgepflanzt. Täglich wurde das Blattwachstum gemessen, d. h. die Länge von der Stielbasis bis zur Spitze:

30. VI. 11	bis 18. VII. 11	7,2—34,4 = 27,2 cm;	8 Tg.;	pro Tg.	1,5 cm
4. VII. 11	„ 16. VII. 11	3,8—29,4 = 25,6 „ ;	14 „ ;	„ „	1,8 „
7. VII. 11	„ 22. VII. 11	2,1—34,6 = 32,5 „ ;	15 „ ;	„ „	2,1 „
9. VII. 11	„ 26. VII. 11	1,4—34,6 = 33,2 „ ;	17 „ ;	„ „	2 „
14. VII. 11	„ 29. VII. 11	1,2—33,3 = 32,1 „ ;	15 „ ;	„ „	2,1 „
17. VII. 11	„ 2. VIII. 11	1,2—29,4 = 28,2 „ ;	16 „ ;	„ „	1,8 „

Der Sommer 1911 war wegen der langen Zeit sonniger Tage sehr günstig für die Tropenpflanzen, günstiger als die Regenzeit in Java. Die Blätter waren sogar größer als an dem erwachsenen Baum in Buitenzorg; der tägliche Zuwachs übertraf den der Topfpflanzen in Buitenzorg (0,2—0,5) um das 4—10fache.

Am 9. VIII. wurde das letzte jüngere Blatt bezeichnet, am 11. IX. der Zuwachs im August bestimmt. Es hatten sich in der Zeit 4 bereits fertige und 4 jüngere Blätter entwickelt. Außerdem hatten sich die im Juli angelegten zwei Seitensprosse sehr stark gestreckt, es war ein 3. (26 cm) entstanden mit einem sekundären Trieb von 31,3 cm. Die Hauptachse war um 12 cm verlängert. Es begannen die täglichen Messungen:

11. IX. 11 bis 24. IX. 11 6,5—31,4 = 24,9 cm; 13 Tg.; pro Tg. 1,9 cm
11. IX. 11 „ 29. IX. 11 3,1—37,6 = 36,5 „ ; 18 „ ; „ „ 1,9 „

Leider war das Gewächshaus zu niedrig für die stark gestreckte Pflanze, ich mußte am 11. X. 1911 sie fortnehmen und in einen Topf setzen, der tiefer gestellt wurde. Trotz großer Vorsicht beim Umpflanzen wurde das Bäumchen etwas welk, das Wachstum stand für 6 Tage still, setzte dann wieder ein:
17. X. bis 29. X. 7—21,7 = 14,7 cm; 12 Tg.: pro Tg. 1,2 cm.
Die beiden nächsten Blätter wuchsen aber seit dem 29. X. nicht mehr; der Hauptsproß trat in Ruhe ein.

Einer der Seitensprosse zeigte noch Wachstum bis zum 13. XI.; dann ruhte das ganze Bäumchen. Ich entblätterte den Seitenzweig am 13. XI., sein jüngstes Blatt fing bald darauf an zu wachsen und verlängerte sich von 3,1 cm bis 6,7, d. h. um 3,6 cm in 25 Tagen; pro Tag 0,14 cm. Es entstand außerdem ein junger Seitensproß, dessen erstes Blatt bis zum 29. XII. sich um 2,1 cm verlängerte (pro Tag 0,15 cm). Ende Dezember bis Anfang Januar wurden die Blätter gelb und fielen ab: An den Seitensprossen blieben die jüngeren Blätter erhalten und wuchsen weiter.

Blätter der Seitensprosse:

30. XII. 11 bis 20. I. 12 8,2—15 = 6,8 cm: 21 Tg.: pro Tg. 0,3 cm
2. I. 12 „ 9. II. 12 2,4—22,1 = 19,7 „ ; 38 „ : „ „ 0,5 „
23. I. 12 „ 12. II. 12 3,9—21,8 = 17,9 „ ; 20 „ : „ „ 0,9 „

Mit steigender Lichtmenge nahm das Wachstum deutlich zu.

Mitte Januar begann der Hauptsproß nach einer Ruhezeit von 2½ Monaten neue Blätter zu bilden.

16. I. 12	bis	9. II. 12	4 —28,9 = 24,9 cm;	24 Tg.;	pro Tg. 1 cm
29. II. 12	„	18. III. 12	3,5—25,5 = 22 „;	18 „;	„ „ 1,2 „
7. III. 12	„	30. III. 12	2,6—27,7 = 25,1 „;	23 „;	„ „ 1,1 „

Ende März fielen die letzten älteren Blätter ab, das Bäumchen war frisch belaubt. Während des Aprils bildete der Hauptsproß 4 große fertige Blätter, alle Seitensprosse hatten 3 oder 4 neue Blätter entfaltet:

7. V. 12	bis	15. V. 12	7,8—29,1 = 21,3 cm;	8 Tg.;	pro Tg. 2,1 cm
6. V. 12	„	22. V. 12	2,2—29,5 = 27,3 „;	16 „;	„ „ 1,7 „
16. V. 12	„	1. VI. 12	4,3—32,3 = 28 „;	16 „;	„ „ 1,8 „

Das jüngste Blatt, 1,6 cm lang, wuchs vom 16. VI. ab nicht mehr, der Hauptsproß ruhte, bis am 1. VII. das Blatt sein Wachstum wieder aufnahm, während gleichzeitig neue Blätter erschienen. Dagegen entwickelten sich die Seitensprosse ohne Ruhe bis zum Ende des Versuches am 20. VII. 1912.

Die Pflanze I hatte, als Ganzes betrachtet, vom Mai 1911 bis Juli 1912 ununterbrochen Wachstumserscheinungen gezeigt. Der Hauptsproß hatte nach der Versetzung in einen Topf eine längere Ruheperiode von 2 1/2 Monaten durchgemacht zur Zeit der geringsten Lichtmenge, dann eine kurze Ruheperiode von 14 Tagen, gerade zur Zeit größter Lichtmenge. Zur weiteren Prüfung dieses Verhaltens diente die zweite Pflanze.

Pflanze II.

Diese Pflanze (s. S. 739) war ebenfalls nach ihrer Reise von Java im April 1911 in frische Erde gesetzt worden, sie wuchs darin den ganzen Sommer, genaue Messungen wurden zu dieser Zeit nicht angestellt. Am 11. November 1911 wurde sie frei in einen Erdhügel des Gewächshauses gesetzt und täglich gemessen:

16. XI. 11	bis	12. XII. 11	2,9—27,6 = 24,7 cm;	26 Tg.;	pro Tg. 0,9 cm
26. XI. 11	„	20. XII. 11	2,1—29,2 = 27,1 „;	24 „;	„ „ 1,1 „
2. XII. 11	„	25. XII. 11	3,9—31,2 = 27,3 „;	23 „;	„ „ 1,2 „
7. XII. 11	„	15. I. 12	2,7—26,8 = 24,1 „;	29 „;	„ „ 0,8 „
22. XII. 11	„	22. I. 12	2,6—26,6 = 24 „;	31 „;	„ „ 0,8 „
29. XII. 11	„	27. I. 12	1,8—26,6 = 24,8 „;	29 „;	„ „ 0,8 „
8. I. 12	„	8. II. 12	2 —34,5 = 32,5 „;	31 „;	„ „ 1 „
20. I. 12	„	16. II. 12	2,5—31,9 = 29,4 „;	27 „;	„ „ 1,1 „
2. II. 12	„	28. II. 12	2,2—39,7 = 37,5 „;	26 „;	„ „ 1,4 „
17. II. 12	„	7. III. 12	3,8—38,5 = 34,7 „;	19 „;	„ „ 1,8 „

21. II.12	bis	10. III.12	4,4—36,4	= 32 cm	; 18 Tg.	: pro Tg. 1,8 cm
24. II.12	„	16. III.12	2,9—38,4	= 35,5 „	; 21 „	: „ „ 1,7 „
4. III.12	„	22. III.12	2,4—35,4	= 33 „	; 18 „	; „ „ 1,8 „
9. III.12	„	25. III.12	3 —42,5	= 38,5 „	; 16 „	; „ „ 2,4 „
12. III.12	„	29. III.12	3,4—39	= 35,6 „	; 17 „	; „ „ 2,1 „
15. III.12	„	30. III.12	3,3—31,8	= 28,5 „	; 15 „	; „ „ 1,9 „
19. III.12	„	31. III.12	3,5—32,9	= 29,4 „	; 12 „	; „ „ 2,3 „

Diese zweite Pflanze, die frei ausgepflanzt worden war, hatte die kritische Zeit der geringen Lichtmenge im Winter ohne zu ruhen überstanden; der Hauptsproß war ununterbrochen gewachsen nur mit starker Verlangsamung November bis Januar, während im Februar mit steigender Lichtmenge das Wachstum lebhafter wurde.

Die Pflanze II hatte auch im Gegensatz zu I keinen Laubabfall im Winter gezeigt, abgesehen von ganz vereinzelten unperiodisch abfallenden Blättern,

Im Laufe des Aprils 1912 entstanden 5 ausgewachsene und einige jüngere Blätter. Sehr kräftig entwickelten sich die Seitensprosse, 4 an der Zahl (Länge = 38, 38, 36, 29,5 cm), dazu 3 kleinere, alle wurden entfernt, um die Breitenausdehnung einzuschränken.

Neue tägliche Messungen:

1. V. 12	bis	11. V. 12	6,7—34	= 27,3 cm	: 10 Tg.	: pro Tg. 2,7 cm
8. V. 12	„	19. V. 12	7,4—39,5	= 32,1 „	: 11 „	: „ „ 2,9 „
9. V. 12	„	22. V. 12	4,3—28	= 23,7 „	: 11 „	; „ „ 2,1 „
11. V. 12	„	25. V. 12	4,7—38,6	= 33,9 „	: 14 „	: „ „ 2,4 „
18. V. 12	„	30. V. 12	7,1—35,9	= 28,8 „	; 12 „	: „ „ 2,4 „
20. V. 42	„	2. VI. 12	3,7—36	= 32,3 „	: 13 „	: „ „ 2,5 „
31. V. 12	„	17. VI. 12	2,6—41,9	= 39,3 „	: 17 „	: „ „ 2,3 „
9. VI. 12	„	20. VI. 12	11,6—43,4	= 31,8 „	: 11 „	: „ „ 2,9 „
19. VI. 12	„	3. VII. 12	5,8—34,5	= 28,7 „	: 14 „	: „ „ 2 „

Die Pflanze befand sich in kräftigster Entwicklung zur Zeit der größten Lichtmenge: ein Vergleich des Wachstums zur Zeit geringerer Lichtmenge zeigt es unmittelbar:

Durchschnittslänge der Blätter:

Nov. bis Jan.	= 29,3 cm,	Min. 25,6,	Max. 34,5
Mai „ Juni	= 36,8 „	„ 28	„ 44,4

Durchschnittszuwachs pro Tag:

Nov. bis Jan.	= 0,9 „	„ 0,8	„ 1,2
Mai „ Juni	= 2,4 „	„ 2	„ 2,9

Auch die Bildung von Seitensprossen ging sehr lebhaft vor sich, sie wurden bis auf 2 entfernt.

Im Juli 1912 war das Bäumchen wieder zu groß für das Gewächshaus geworden, ich mußte es in einen Topf setzen am 10. VII, nachdem es länger als ein Jahr ununterbrochen gewachsen war. Die Messungen selbst erstreckten sich auf 8 Monate.

Die Versetzung war mit einer starken Verletzung der Wurzeln verbunden: innerhalb 3 Tagen warf die Pflanze ihre älteren Blätter ab. Doch begann das Wachstum bereits am 13. VII. und ging fort während der Monate August bis September. Es wurde festgestellt, daß der Hauptsproß in dieser Zeit 11 neue Blätter gebildet hatte, daß ferner 4 neue Seitensprosse, 2 mit sekundären Zweigen, entwickelt worden waren. Die weiteren Messungen ergaben:

4. X. 12 bis 23. X. 12 1,7—38,4 = 36,7 cm: 19 Tg.: pro Tg. 1,9 cm
11. X. 12 „ 30. X. 12 5.3—42.5 = 37.2 „ : 19 „ : „ „ 1,9 „
11. X. 12 „ 31. X. 12 3,8—39,2 = 35,4 „ : 20 „ : „ „ 1,7 „
20. X. 12 „ 6. XI. 12 11,3—36,4 = 25,1 „ ; 17 „ ; „ „ 1,5 „

Während das Wachstum im Oktober noch ziemlich lebhaft war, hörte es mit dem 7. Nov. auf. Sowohl der Hauptsproß wie auch die Seitensprosse ruhten bis 4. I., d. h. ca. 2 Monate. Die Pflanze verhielt sich also in frei ausgepflanztem Zustand den Winter vorher ganz entgegengesetzt wie als Topfpflanze in diesem Winter, sie zeigte das gleiche Verhalten wie die Pflanze I im Topf, nur daß bei dieser einige Seitensprosse ein kümmerliches, durch Entblätterung etwas befördertes Wachstum aufwiesen. Im Laufe des Oktobers fielen auch einige Blätter ab. Anfang Januar begann erneutes Wachstum.

4. I. 13 bis 23. I. 13 5,5—27,8 = 22,3 cm: 19 Tg.: pro Tg. 1,3 cm
4. I. 13 „ 23. I. 13 4,7—24,2 = 19,5 „ : 19 „ : „ „ 1 „
9. I. 13 „ 24. I. 13 6,6—20,2 = 13,6 „ ; 15 „ ; „ „ 0,9 „

Das jüngste Blatt des Hauptsprosses wuchs seit dem 16. I. nicht mehr, der Vegetationspunkt ruhte bis 5. II. ca. 14 Tage.

5. II. bis 23. II. 4 —25,5 = 21,5 cm; 18 Tg.; pro Tg. 1,2 cm
5. II. „ 26. II. 3,6—29,5 = 25,9 „ ; 21 „ ; „ „ 1,2 „
10. II. „ 1. III. 4,2—38,5 = 34,3 „ ; 19 „ ; „ „ 1,8 „
8. III. „ 22. III. 3,8—27 = 23,2 „ ; 14 „ : „ „ 1,7 „

Vom 22. III. bis 30. IV. 1913 entstanden 5 neue Blätter; außerdem hatten sich 3 Seitensprosse entwickelt (Länge = 27, 26,8, 23,5) mit je 5 Blättern. Diese Sprosse wurden entfernt:

1. V. 13	bis	23. V. 13	2,8—40,5 = 37,7 cm;	22 Tg.:	pro Tg. 1,7 cm
1. V. 13	„	25. V. 13	2,3—41,8 = 39,5 „ ;	24 „ :	„ „ 1,6 „
3. V. 13	„	30. V. 13	4,5—34,9 = 30,4 „ ;	17 „ :	„ „ 1,8 „
26. V. 13	„	23. VI. 13	3,2—36,6 = 33,4 „ ;	28 „ :	„ „ 1,2 „
26. V. 13	„	24. VI. 13	2,5—29,7 = 27,2 „ :	29 „ ;	„ „ 0,9 „

Das Wachstum nahm deutlich ab, der Hauptsproß trat in eine Ruhe von 10 Tagen ein, während die Seitensprosse weiter wuchsen. So wuchs ein Blatt eines solchen vom 2. VI. bis 1. VIII. von 2,4 auf 32,1 cm (pro Tag 1 cm). Anfang Juli begann der Hauptsproß wieder sein Wachstum:

10. VII.	bis	31. VII.	3 —30,6 = 27,6 cm;	21 Tg.:	pro Tg. 1,3 cm
15. VII.	„	5. VIII.	3,9—30,2 = 26,3 „ ;	21 „ ;	„ „ 1,2 „

Während des Augusts bildete der Hauptsproß 3 neue Blätter, dazu einen neuen Seitentrieb mit 4 Blättern. Ein älterer Seitensproß hatte im August 4 neue Blätter entfaltet. Das Wachstum ging fort bis zum 13. September und hörte dann auf, obwohl der September sehr sonnig war. Die Lichtabnahme konnte nicht die Ursache der Ruhe sein. Da die Pflanze über ein Jahr in dem Topf mit der gleichen Erde intensiv gewachsen war, so konnte Nährsalzmangel der Grund für die frühe Ruhe sein. Ich entfernte vorsichtig die alte Erde und ersetzte sie durch neue am 18. X. Im Laufe des Oktobers fand ein starker Laubabfall statt.

Nach einer Ruhezeit von $1 \frac{1}{2}$ Monaten (Seitensprosse ruhten auch) begann das Wachstum am 3. November, also zu einer Zeit sehr ungünstiger Lichtmenge, veranlaßt durch die neue Erde.

3. XI. 13	bis	24. XI. 13	2,9—22,4 = 19,5 cm;	21 Tg.;	pro Tg. 0,9 cm
6. XI. 13	„	14. XII. 13	2 —32,8 = 30,8 „ :	38 „ :	„ „ 0,8 „
17. XII. 13	„	12. I. 14	5,5—27,5 = 22 „ :	26 „ ;	„ „ 0,8 „
17. XII. 13	„	17. I. 14	3,4—28 = 24,6 „ :	31 „ ;	„ „ 0,8 „
3. I. 14	„	17. I. 14	14,9—27,7 = 12,8 „ :	14 „ ;	„ „ 0,9 „
3. I. 14	„	19. I. 14	13,1—24,8 = 11,7 „ :	16 „ ;	„ „ 0,7 „

Am 21. I. 1913 trat bei dem Hauptsproß Ruhe ein, während die Seitensprosse weiter wuchsen. Das jüngste Blatt des Haupt-

sprosses hatte bis 13. I. eine Länge von 5 cm erreicht und blieb unverändert bis 31. 1. 1914 (Ruhezeit 18 Tage). Dann erfolgte wieder Wachstum:

31. I. 14 bis 1. III. 14 5,3— 9,4 = 4,1 cm; 28 Tg.: pro Tg. 0,15 cm
11. III. 14 „ 30. III. 14 2,7—20,8 = 18,1 „ : 19 „ : „ „ 0,9 „
11. III. 14 „ 31. III. 15 1,4—24,5 = 23,1 „ : 20 „ ; „ „ 1,1 „

Im Laufe des Aprils entstanden 5 bis zum Ende des Monats ausgewachsene Blätter und 2 jüngere:

29. IV. 14 bis 17. V. 14 2,8—29,5 = 26,7 cm: 18 Tg.: pro Tg. 1,5 cm
6. V. 14 „ 2. VI. 14 1,8—32,1 = 30,3 „ : 27 „ : „ „ 1,1 „
27. V. 14 „ 4. VI. 14 8,9—30 = 21,1 „ : 8 „ ; „ „ 2,6 „
27. V. 14 „ 13. VI, 14 3,5—31,2 = 27,7 „ ; 17 „ ; „ „ 1,6 „

Das Wachstum des Hauptsprosses stand wieder still. Das jüngste Blättchen am 12. VI. 1 cm blieb unverändert bis 21. VI. — eine Ruhezeit von 9 Tagen. Dann ging das Wachstum bis zum Winter ununterbrochen weiter:

22. VI. 14 bis 7. VII. 14 1,4—31,5 = 30,1 cm: 15 Tg.: pro Tg. 2 cm
2. VII. 14 „ 21. VII. 14 2,5—37,9 = 35,4 „ : 19 „ : „ „ 1,8 „
17. VII. 14 „ 31. VII. 14 4,2—34,4 = 30,2 „ : 14 „ : „ „ 2,1 „
19. VII. 14 „ 3. VIII. 14 5,4—33,1 = 27,7 „ ; 14 „ : „ „ 2 „
5. VIII. 14 „ 23. VIII. 14 6,1—32,2 = 26,1 „ : 18 „ : „ „ 1,4 „
20. VIII. 14 „ 11. IX. 14 3,2—23,3 = 20,1 „ : 22 „ ; „ „ 0,9 „
26. VIII. 14 „ 17. IX. 14 6,4—27,5 = 21,1 „ ; 21 „ : „ „ 1 „
16. IX. 14 „ 2. X. 14 6,7—34,2 = 27,5 „ : 16 „ : „ „ 1,7 „
20. IX. 14 „ 10. X. 14 5,8—34,4 = 28,6 „ ; 20 „ : „ „ 1,4 „
3. X. 14 „ 20. X. 14 14,2—39 = 24,8 „ : 17 „ : „ „ 1,7 „
9. X. 14 „ 16. XI. 14 4,3—21,4 = 17,1 „ : 38 „ : „ „ 0,4 „

Vom 17. XI ab fand kein Wachstum mehr statt, das Bäumchen ging zur Winterruhe über. Da die Messungen an dem Bäumchen II am 11. XI. 1911 begonnen hatten, so war das Wachstum an ihm während drei Jahre beobachtet worden.

Es fällt auf, daß die Zuwachsgröße während der Monate Juli, August, September sehr ungleich war, viel schwankender als bei den früheren Messungen. Man muß dabei berücksichtigen, daß die Pflanze wieder ein volles Jahr in der gleichen Erdmenge intensiv gewachsen war. Infolgedessen mußte der Nährsalzgehalt schon relativ erschöpft sein, und deshalb mußte der Konkurrenzkampf der Haupt- und Seitensprosse eine wichtige Rolle spielen. Solange die Pflanze frei ausgepflanzt war, wuchsen auch die Seiten-

sprosse sehr lebhaft. Im Topf war das Verhältnis geändert. Während der kurzen Ruhezeiten des Hauptsprosses wuchsen Seitensprosse weiter: Andererseits ruhte einer oder der andere von ihnen, während der Hauptsproß wuchs. Genauer verfolgte ich das Verhalten der Seitensprosse in den Monaten Juni bis November 1914. Ich beobachtete das Wachstum an drei Seitensprossen von 4, die ich überhaupt hatte stehen lassen. Ich bezeichne sie mit A, B und C: A und B sind Seitentriebe des Hauptsprosses, C ein solcher von A.

Seitensproß A.

Er war während der kurzen Ruhezeit des Hauptsprosses im Juni fortgewachsen.

14. VI. bis 29. VI. 3,8—27,3 = 23,5 cm: 15 Tg.: pro Tg. 1,6 cm.

Dann ruhte er, da das jüngste Blatt von
30. VII. bis 13. VII. (13 Tage) unverändert blieb. Es folgte eine Zeit des Wachstums:

14. VII. bis 31. VII 2,5—29,6 = 27,1 cm: 17 Tg.; pro Tag 1,6 cm.

Das folgende Blatt wuchs vom 25. VII. bis 6. VIII. nur von 2,7 bis 3 cm und ruhte dann vollständig bis 9. IX (also ca. 1 Monat)! erneutes Wachstum:

10. IX. bis 4. X. 3,3—22,1 = 18,8 cm: 24 Tg.: pro Tg. 0,8 cm
16. IX. „ 14. X. 3,1—35,5 = 32,4 „ ; 28 „ : „ „ 1,1 „

Dann trat Ruhe ein: das jüngste Blatt ruhte bereits vom 7. X. ab bis zum 26. X. (19 Tage). Vom 27. X. ab begann erneutes Wachstum, ging aber nur bis zum 4. XI. weiter, worauf Winterruhe eintrat.

Seitensproß B.

Sein Blattwachstum ging ebenfalls während der Ruhezeit des Hauptsprosses fort in der ersten Hälfte des Juni. Messungen vom 17. VI:

17. VI. bis 3. VII. 6,9—34,8 = 27,9 cm: 16 Tg.; pro Tg. 1,7 cm
7. VII. „ 31. VII. 1,6—37,7 = 36,1 „ ; 24 „ ; „ „ 1,5 „

Dann ruhte das Wachstum; das jüngste Blatt 1,9 cm blieb unverändert vom 27. VII. bis 8. VIII., 12 Tage.

9. VIII. bis 29. VIII. 3 —26,5 = 23,5 cm: 20 Tg.: pro Tg. 1,1 cm
21. VIII. „ 7. IX. 5,6—25,7 = 20,1 „ ; 17 „ ; „ „ 1,2 „
24. VIII. „ 10. IX. 4 —15,9 = 11,9 „ ; 17 „ : „ „ 0,7 „
12. IX. „ 5. X. 2 —32,7 = 30,7 „ ; 23 „ ; „ „ 1,3 „
16. IX. „ 10. X. 4,3—24,7 = 20,4 „ ; 24 „ ; „ „ 0,8 „

Das folgende Blatt war in der ersten Zeit nicht gemessen worden, es erreichte am 22. X. seine Endgröße von 32 cm, das Wachstum hörte auf. Das nächste Blatt 2,2 cm ruhte bis in den Winter hinein.

Seitensproß C (Seitentrieb von A).

Seit Anfang Juli war dieser Zweig im Wachstum begriffen:

9. VII. bis 28. VII. 4,5—27,4 = 22,9 cm; 19 Tg.; pro Tg. 1,2 cm
25. VII. „ 4. VIII. 8,6—30,7 = 22,1 „ ; 10 „ ; „ „ 2,2 „
1. VIII. „ 21. VIII. 2,8—28 = 25,2 „ : 20 „ : „ „ 1,2 „

Dann ruhte das Wachstum, das jüngste Blatt (1,4 cm) blieb unverändert vom 21. VIII. bis 9. IX. (19 Tage): dann streckte es sich:

10. IX. bis 30. IX. 2—28,2 = 26.2 cm; 20 Tg.; pro Tg. 1,3 cm

es folgten 3 neue Blätter, eines wurde zufällig verletzt, die beiden anderen wurden gemessen:

3. X. bis 13. X. 14,2—22 = 7.8 cm; 10 Tg.: pro Tg. 0,8 cm
11. X. „ 4. XI. 2,4—35.5 = 33,1 „ ; 24 „ : „ „ 1,4 „

Dann trat vom 4. XI. Winterruhe ein.

Das periodisch wechselnde Verhalten der Seitensprosse wird viel deutlicher hervortreten, wenn ich die beobachteten Zeiten kurz zusammenstelle. Dabei will ich als Ruheperiode diejenige Zeit bestimmen, die von dem Aufhören des Wachstums des letzten Blattes bis zum merklichen Wachstum des folgenden jüngsten Blattes verläuft, obwohl dieses sich schon eine Zeit vorher in Ruhe befand. Für die Seitensprosse A und B begann die Messung im Juni, für C erst im Juli 1914.

	Ruhezeit	Wachstumszeit
Hauptsproß		31. I. 14 bis 13. VI. 14 $4\frac{1}{2}$ M.
	14. VI. bis 21. VI. 7 Tg.	
		22. VI. 14 „ 16. XI. 14 $4\frac{3}{4}$ „
	17. XI. Winterruhe.	
Seitensproß A		14. VI. 14 bis 29. VI. 14 15 Tg.
	30. VII. bis 13. VII. 13 Tg.	
		14. VII. 14 „ 6. VIII. 14 23 „
	7. VIII. „ 9. IX. 33 Tg.	
		10. IX. 14 „ 14. X. 14 34 „
	15. X. „ 27. X. 12 Tg.	
		27. X. 14 „ 4. XI. 14 8 „
	5. XI. Winterruhe.	

Seitensproß B	17. VI. 14 bis 31. VII. 14 44 Tg.
1. VIII. bis 8. VIII. 7 Tg.	
	9. VIII. 14 „ 22. X. 14 74 „
23. X. Winterruhe.	
Seitensproß C	9. VII. 14 bis 21. VIII. 14 43 Tg.
22. VIII. bis 9. IX. 19 Tg.	
	10. IX. 14 „ 4. XI. 14 55 „
5. X. Winterruhe.	

Aus dieser Tabelle erkennt man, in welchem Maße die einzelnen Sprosse mit Ruhe und Wachstum abwechselten. Die Perioden waren sowohl für den gleichen Sproß (z. B. A) sehr ungleich an Länge wie auch für die 3 Seitensprosse untereinander. Diese ruhten auch vielfach zu verschiedenen Zeiten. Temperatur, Feuchtigkeit der Luft und Lichtmenge waren für das ganze Bäumchen gleich. Die Gründe für das Verhalten von Haupt- und Seitensprossen können nur in dem Boden liegen. Der Topf wurde regelmäßig und reichlich mit Wasser versehen; es ist nicht gerade wahrscheinlich, daß das zugeführte Wasser dem Bäumchen nicht genügt hätte; aber bei den zahlreichen großen Blättern könnte immerhin die durch den Stamm zugeführte begrenzte Masse Wasser eine gewisse Rolle gespielt haben. In erster Linie wird aber die begrenzte und relativ bereits erschöpfte Nährsalzmenge der über ein Jahr alten Topferde die Entscheidung geliefert haben. Diese Nährsalzmenge mußte sich auf die verschiedenen Vegetationspunkte der Sprosse verteilen. Am stärksten beansprucht der Hauptsproß die Nährsalze; nur für kurze Zeit wurde er zur Ruhe verurteilt. Was er übrig ließ, fiel dem Konkurrenzkampf der Seitensprosse anheim, der aus dem Hin- und Herschwanken von Ruhe und Wachstum deutlich hervorgeht.

Vorhin wurde mehrfach bemerkt, daß ich Seitensprosse erster und auch zweiter Ordnung entfernte; ich ließ im ganzen nur vier von ihnen stehen. Die Zahl der Seitensprosse war sehr verschieden in den Zeiten sehr intensiven Wachstums im frei ausgepflanzten Zustand und in den Zeiten des Lebens im Topfe. Im ersten Jahre vom 11. XI. 11 bis 11. VII. 12 (8 Monate) hatte ich 22 Seitensprosse entfernt, 3 stehen lassen — im ganzen waren es 25. In den 27 Monaten des Topflebens (11. VII. 12 bis 11. XI. 14) entfernte ich 20 Seitensprosse und ließ einen stehen — 21 in Summa. Daraus ergibt sich, daß das Bäumchen im Topf in gleicher Zeit

(8 Monate) durchschnittlich etwa viermal weniger Sprosse gebildet hatte als frei ausgepflanzt.

Nachdem das Bäumchen II Mitte November zur Ruhe übergegangen war, wurde es am 30. XI. aus dem Topf genommen, in dem es ein volles Jahr gewachsen war. Das Wurzelsystem wurde durch Wasserspülung von der alten Erde befreit und in neue versetzt. Einer der längeren Seitentriebe wurde gleichzeitig entfernt. Die Pflanze ertrug das Einpflanzen sehr gut, ohne zu welken. Am 8. XII begann der Hauptsproß merkbar zu wachsen, er trieb im Laufe des Dezembers zur Zeit der geringsten Lichtmenge 6 neue Blätter[1]).

Aus den Messungen ergibt sich das wesentliche Resultat, daß der Vegetationspunkt einer *Terminalia catappa* wie derjenige zahlreicher anderer Pflanzen die Potenz zu einem ununterbrochenen Wachstum besitzt. Frei ausgepflanzt, unter günstigen Bodenbedingungen wächst die Spezies sogar fort in der kritischen Zeit geringster Lichtmenge unseres Winters. Die Wachstumsgröße, gemessen durch die Endgröße der Blätter und die durchschnittliche tägliche Zuwachsgröße ist zur Winterszeit wesentlich geringer als zur Zeit der größten Lichtmenge im Sommer.

Sobald aber die Pflanze sich in einem Topf mit begrenzter Erdmenge befindet, zeigt sie in unserem Klima einen ausgesprochenen Wechsel von Wachstum und Ruhe. Wir können dabei zweierlei Formen der Periodizität unterscheiden:

1. Längere Ruheperiode zur Zeit geringster Lichtmenge.

Pflanze I ruhte im Winter 11/12 am Hauptsproß, von Ende Oktober bis Mitte Januar ca. 2½ Monate.

Pflanze II, die im Winter 11/12 frei ausgepflanzt, ständig fortwuchs, ruhte im Topf, Winter 12/13, von Anfang November bis Anfang Januar 2 Monate. Aber im folgenden Jahre verhielt sich die Pflanze etwas anders, sie ruhte bereits im Winter 13/14 von Mitte September bis Anfang November 1½ Monate.

Bei dieser Ruhe, September—Oktober kann die geringe Lichtmenge allein nicht entscheidend gewesen sein, sondern diese frühe Ruhe muß zugleich durch die starke Erschöpfung des Bodens hervorgerufen worden sein. Dafür spricht auch die relativ frühe Aufhebung

1) Nachtrag bei der Korrektur. Die Pflanze wuchs ununterbrochen den ganzen Januar 1915, ohne die kurze Ruheperiode zu dieser Zeit wie 1913 und 1914 zu zeigen; sie verhielt sich in dieser Beziehung wie im Januar 1912.

der Ruhe bei noch sehr ungünstiger Lichtmenge im November, das weitere Wachstum sogar im Dezember — eine unmittelbare Folge des Ersatzes der alten Erde durch neue, frisch gedüngte am 18. X. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung ergab sich aus dem Verhalten der Pflanze im dritten Winter. Kaum war sie bis November in der alten Erde zur Ruhe gekommen, als sie am 30. XI in neue Erde versetzt wurde. Die Folge war neues Wachstum im Dezember, ebenso im Januar 1915. Wir erkennen daraus, daß die beiden wichtigsten Faktoren: Licht (C-Assimilation) und Nährsalze in richtigem Verhältnis zusammenwirken müssen, um Wachstum zu bewirken und daß sowohl die quantitative Verminderung des einen als auch die des anderen Faktors zur Ruhe führen muß (Klebs, 1914, S. 68).

2. Kurze Ruheperioden des Hauptsprosses. Die am längsten untersuchte Pflanze II zeigte solche kurzen Ruhezeiten und zwar in den beiden aufeinander folgenden Jahren ziemlich zu gleicher Zeit.

24. I. 13 bis 5. II. 13 11 Tage,
24. VI. 13 bis 4. VI. 13 11 Tage,
21. I. 14 bis 31. I. 14 10 Tage,
13. VI. 14 bis 22. VI. 14 9 Tage.

Eine wirkliche Erklärung für den Zeitpunkt und die Dauer der Ruhe weiß ich nicht zu geben. Der Gedanke, daß hier vielleicht doch „Nachwirkungen“ von der Mutterpflanze her mitgewirkt hätten, muß deshalb von vornherein abgewiesen werden, da die gleiche Pflanze, so lange sie frei ausgepflanzt war, keine Spur einer solchen Periodizität aufwies[1]. Dieses Verhalten trat doch nur bei begrenzter Nährsalzmenge auf und war zugleich mit der Erscheinung verbunden, daß während der Ruhezeit des Hauptsprosses die Seitensprosse gerade wuchsen. Das Bäumchen als Ganzes wuchs, abgesehen von der Winterruhe (s. vorhin), ununterbrochen fort. Andererseits zeigen während des Wachstums des Hauptsprosses die Seitensprosse einen auffallenden Wechsel von Ruhe und Wachstum, der aus dem Konkurrenzkampf um die begrenzte Nährsalzmenge zu verstehen ist (s. S. 749).

Vergleichen wir jetzt mit den gegebenen Resultaten die Beobachtungen von Volkens in Buitenzorg, von Wright in Ceylon, nach denen *Terminalia* zweimal im Jahre kurze Zeit treiben und sonst ruhen soll, so ergibt sich allerdings eine außerordentliche

1) Vgl. Anmerkung S. 750.

Verschiedenheit des Verhaltens. Es gibt, soweit ich die Sache übersehen kann, keine andere Möglichkeit als anzuerkennen, daß das Verhalten in Buitenzorg oder Ceylon nur aus dem Verhältnis der Bäume zu dem bestimmten Klima und Boden jener Tropengebiete zu verstehen ist. Niemals aber kann das Verhalten in den Tropen, das nur einen Einzelfall unter anderen möglichen Fällen darstellt, der Ausdruck einer erblich fixierten und von der Außenwelt unabhängigen Periodizität sein, wie das noch neuerdings von Simon trotz aller meiner Einwände und Nachweise so bestimmt behauptet wird.

Theobroma cacao (Fig. 2) (Sterculiaceae).

Nach den Beobachtungen von Smith (1909, S. 274) treibt der Kakaobaum im Klima von Ceylon fünfmal im Jahr. Anders verhielten sich einzelne Bäume in Buitenzorg nach den Untersuchungen von Volkens (1912, S. 65). An einem Baum zeigten sich einzelne treibende Sprosse am 13. I.; 14. II.; 28. II.; 16. VI.; 1. V.; 10. V.; 13. VI. Am 20. Juni stellte sich ein allgemeines Treiben ein, bei dem die überwiegende Zahl der Endknospen und ein Teil der Seitenknospen in wenigen Tagen (?) ihre Blätter ausbildeten. Wie Sir de Moncey Volkens mitgeteilt hat, trat ein zweites allgemeines Treiben am 4. Oktober ein.

Ich beobachtete im Winter 10/11 in Buitenzorg eine Anzahl junger Keimlinge (Aussaat vom 10. VIII. 10), die meist zu 4—6 in einem Topf standen und kümmerlich aussahen. Diejenigen Pflänzchen, welche ruhten, reagierten auf Entblätterung mit der Bildung neuer Blätter. Ein Topf mit 4 Keimlingen wurde am 26. XII. 10 mit 0,05 % Knoplösung begossen, sie standen unter einer Veranda vor Regen geschützt. Am 2. I. 11 waren bei einem Exemplar die ersten neuen Blätter bemerkbar, von denen das eine bis zum 9. I. eine Länge von 14,7 cm erreichte. Währenddessen hatten auch die anderen Exemplare neu getrieben, sie wurden am 7. II. in den Wardschen Kasten gesetzt, um nach Heidelberg zu reisen. Einen anderen Topf stellte ich am 27. X. 10 dunkel; die Blätter fielen ab. Am 12. XI. hell gestellt, entwickelten die Exemplare neue Blätter, bis am 25. XII. Ruhe eintrat. Ich entblätterte die Pflanzen am 13. I., und am 19. I. zeigten sich bereits die neuen Blätter. Wir sehen hier ein mit *Terminalia* übereinstimmendes

Verhalten der ärmlich ernährten Topfpflanzen, indem sie abwechselnd treiben und ruhen. Aus der Ruhe konnten sie durch Entblätterung oder durch Knopsche Lösung zu neuem Treiben veranlaßt werden.

Von den nach Heidelberg gesandten Exemplaren wurden zwei im Laufe der nächsten Jahre genauer untersucht.



Fig. 2. *Theobroma cacao.*
Junge Pflanze aus Buitenzorg, 19. VII. 1911 frei ausgepflanzt im Gewächshaus Heidelberg, 5. X. 1912 in einen Topf gesetzt; photogr.; $^1/_{12}$.

Pflanze I.

Sie wurde am 11. VII. 1911 frei ausgepflanzt in das Gewächshaus in einem Zeitpunkt, wo sie gerade im Treiben begriffen war. Wie Volkens (1912, S. 65) hervorhebt, werden die Blätter gewöhnlich in Schüben von je 4—5 ziemlich gleichzeitig angelegt.

Nach der Beendigung des Wachstums soll eine notwendige Ruhe eintreten. Ich bestimmte die Gesamtlänge der Blätter von der Basis des kurzen Stieles bis zur lang ausgezogenen Spitze der Spreite. Zuerst tritt zwischen den schmalen Nebenblättern ein hellgrünes lineales Blättchen hervor, das sich dann abwärts krümmt und das bald den Unterschied von Stiel und Spreite erkennen läßt. Die Spreite biegt sich nach unten, so daß sie einen scharfen Winkel mit dem Stiel macht. In der ersten Zeit wachsen beide Teile, bis dann der Stiel zuerst sein Wachstum beendet. Die Spreite, noch lange durch ihre lichtgrüne Farbe ausgezeichnet, beendet schließlich ihr Wachstum und wird dunkler grün.

Das letzte Blatt des vorhergehenden Blattschubs endigte sein Wachstum am 14. VII. Der neue Schub begann sofort sich zu zeigen.

17.VII.11	bis	31. VII.11	0,9—25,5 = 24,6 cm;	14 Tg.;	pr. Tg. 1,7 cm
20.VII.11	„	1.VIII.11	1,7—25,3 = 23,6 „;	12 „;	„ „ 1,9 „
22.VII.11	„	2.VIII.11	1,3—24,9 = 23,6 „;	11 „;	„ „ 2,1 „
25.VII.11	„	3.VIII.11	1,9—21,5 = 19,6 „;	9 „;	„ „ 2,2 „
26.VII.11	„	3.VIII.11	1,2—20,3 = 19,1 „;	8 „;	„ „ 2,4 „
28.VII.11	„	7.VIII.11	1,2—16,7 = 15,5 „;	10 „;	„ „ 1,5 „

Innerhalb des Schubes bemerkt man eine langsame Abnahme der Blattgröße, dagegen bis auf das letzte Blatt eine Zunahme der Zuwachsgröße.

Am 7. bis 9. VIII. erschienen 3 neue Blätter; bis 10. IX. hatten sich 6 fertige Blätter entwickelt, während das eine bis zum 15. IX. zu einer Länge von 20,9 cm heranwuchs. Unterdessen trat ein neuer Schub hervor:

17. IX. 11	bis	6. X. 11	1,1—32,1 = 31 cm;	19 Tg.;	pr. Tg. 1,6 cm
19. IX. 11	„	6. X. 11	1,3—39,6 = 38,3 „;	17 „;	„ „ 2,2 „
19. IX. 11	„	9. X. 11	1,2—35,4 = 33,3 „;	20 „;	„ „ 1,7 „
21. IX. 11	„	9. X. 11	1,5—29,4 = 27,9 „;	18 „;	„ „ 1,5 „
25. IX. 11	„	10. X. 11	1,7—30 = 28,3 „;	15 „;	„ „ 1,9 „

Das 6. Blatt wurde nicht täglich gemessen es erreichte eine Länge von 28,1 cm. Infolge der Erstarkung der ganzen Pflanze war die Blattgröße im September gegenüber dem Juli gestiegen. Das 7. Blatt, zufällig verletzt, wurde beiseite gelassen. Es entstand Mitte Oktober ein neuer Blattschub von 7 Blättern, von

denen aber nur 2 gemessen wurden, da 3 verletzt wurden, 2 verkümmerten.

25. X. 11 bis 11. XI. 11 4,8—37,4 = 32,6 cm; 17 Tg.; pr. Tg. 1,9 cm
2. XI. 11 „ 19. XI. 11 2,4—35,8 = 33,4 „ ; 17 „ ; pr. „ 2 „

Am 19. XI. trat Ruhe ein bis 6. XII. = 17 Tage. Am 6. XI. begannen deutlich 2 neue Blättchen zu erscheinen, sie vertrockneten in einigen Tagen. Am 10. XII. trat das 3. hervor, das am 30. XII. abfiel. Das 4. erschien am 30. XII., das 5.—7. am 9. I. Eines der Blättchen wuchs vom 5. I. bis 22. I. von 1,5 cm auf 8,2 cm, (pro Tag 0,4 cm). Am 13. I. zeigten sich das 8.—10. Blättchen, die auch später vertrockneten. Der Vegetationspunkt des Sprosses starb Ende Januar ab, in Verbindung mit dem Treiben von 3 neuen Seitensprossen, von denen der eine gemessen wurde. Die Achse streckte sich vom 2. II. bis 21. II. von 1 cm auf 15 cm; ihre Blattanlagen entwickelten sich normal, aber nicht in einem Schub, sondern nacheinander.

3. II.	bis	21. II.	4,1—25,7 = 21,6 cm;	13 Tg.;	pr. Tg.	1,6 cm
5. II.	„	19. II.	2,2—25,3 = 23,1 „ ;	14 „ ;	„ „	1,6 „
5. II.	„	21. II.	1,7—33,9 = 32,2 „ ;	16 „ ;	„ „	2 „
10. II.	„	25. II.	2,2—27,7 = 25,5 „ ;	15 „ ;	„ „	1,7 „
14. II.	„	27. II.	2,2—23,6 = 21,4 „ ;	13 „ ;	„ „	1,6 „
4. III.	„	28. III.	0,5—36,2 = 35,7 „ ;	24 „ ;	„ „	1,5 „
4. III.	„	28. III.	0,7—29,8 = 29,1 „ ;	24 „ ;	„ „	1,2 „
14. III.	„	30. III.	1,1—28,3 = 27,2 „ ;	16 „ ;	„ „	1,7 „
18. III.	„	30. III.	1 —24 = 23 „ ;	12 „ ;	„ „	1,9 „

Die beiden anderen Seitensprosse ebenso wie 2 neu entstehende wurden entfernt; am 29. III. fielen weitere Blätter ab.

Im Laufe des Aprils hatte der jetzige Hauptsproß 4 neue Blätter und 6 neue Seitensprosse mit jungen Blättern entwickelt. Die Seitensprosse wurden bis auf einen wieder entfernt. Am Hauptsproß beendete das letzte Blatt sein Wachstum am 1. V., an dem Seitensproß ging es weiter bis 3. V. Es folgten neue Blätter.

Hauptsproß:

8. V.	bis	23. V.	0,9—20,4 = 19,5 cm;	15 Tg.;	pr. Tg.	1,3 cm
16. V.	„	27. V.	2,3—20,9 = 18,6 „ ;	11 „ ;	„ „	1,7 „
17. V.	„	30. VI.	1,5—20,8 = 19,3 „ ;	13 „ ;	„ „	1,5 „
2. VI.	„	13. VI.	1,5—19,4 = 17,9 „ ;	11 „ ;	„ „	1,6 „
7. VI.	„	21. VI.	1 —23,5 = 22,5 „ ;	14 „ ;	„ „	1,5 „
14. VI.	„	28. VI.	1,4—20,2 = 18,8 „ ;	14 „ ;	„ „	1,3 „

Seitensproß:

5. VI.	bis	22. VI.	0,6—28,1 = 27,5 cm;	17 Tg.;	pr. Tg.	1,6 cm
15. VI.	„	26. VI.	2,4—23,3 = 20,9 „ ;	11 „ ;	„ „	1,9 „
25. VI.	„	10. VII.	1,2—22,2 = 21 „ ;	15 „ ;	„ „	1,4 „
28. VI.	„	13. VII.	1,1—24,6 = 23,5 „ ;	15 „ ;	„ „	1,6 „

Im Juni entwickelten sich neue Seitensprosse in den Achseln der älteren. Seit Ende Juli wurden keine Messungen mehr gemacht, nachdem die Pflanze ein volles Jahr mit Ausnahme einer Ruhepause von 17 Tagen ununterbrochen gewachsen war. Die Pflanze wurde im Oktober, wo sie noch lebhaft trieb, in einen Topf gesetzt, sie starb später ab.

Pflanze II.

Diese ebenfalls aus Buitenzorg stammende, etwa zweijährige Pflanze war sehr klein geblieben, sie hatte eine Länge von 20 cm und trug 7 Blätter. Am 5. Oktober 1912 wurde sie frei ausgepflanzt; am 11. X. wurde das erste Blättchen sichtbar, dem bis 20. X. zwei andere folgten. Die Blättchen wuchsen etwas, vertrockneten aber bis 9. XI. Es trat genau der gleiche Vorgang ein wie bei Pflanze I zur Winterszeit, nur mit dem wichtigen Unterschied, daß die Pflanze II überhaupt nicht ruhte. Unaufhörlich entstanden kleine neue Blättchen, die etwas wuchsen und dann abstarben. Am Hauptsproß entstanden langsam nacheinander bis 9. XII. zehn junge Blattanlagen, dann starb der Vegetationspunkt ab. Es entwickelten sich Seitensprosse, von denen einige nach Bildung einiger Blättchen abstarben und durch neue (im Januar) ersetzt wurden. Von diesen wurde der stärkste genauer in seinem Wachstum verfolgt. Im Laufe des Dezembers fielen einige wenige alte Blätter ab. Am 18. II. wurde die alte Erde des Hügels vorsichtig entfernt und durch neue ersetzt. Im Februar entfalteten sich einige der angelegten Blätter.

3. II. 13	bis	21. II. 13	2,2—13,3 = 11,1 cm;	18 Tg.;	pr. Tg.	0,6 cm
22. II. 13	„	22. III. 13	0,5— 6,8 = 6,3 „ ;	28 „ ;	„ „	0,2 „

Im Laufe des Aprils entwickelten sich 4 Seitensprosse zu kräftig beblätterten Trieben, ich ließ im Mai nur einen als künftigen Hauptsproß stehen, dessen Blätter gemessen wurden:

17. V. 13	bis	27. V. 13	0,9— 9 = 8,1 cm;	10 Tg.;	pr. Tg.	0,8 cm
17. V. 13	„	24. V. 13	2,2—10,9 = 8,7 „ ;	7 „ ;	„ „	1,2 „
28. V. 13	„	2. VI. 13	4 —10,8 = 6,8 „ ;	5 „ ;	„ „	1,3 „
1. VI. 13	„	13. VI. 13	0,6— 9,2 = 8,6 „ ;	12 „ ;	„ „	0,7 „

11. VI. 13	bis	20. VI. 13	2,2—12,9 = 10,7 cm;	9 Tg.;	pr. Tg. 1,2 cm
18. VI. 13	„	26. VI. 13	1,8—11,5 = 9,7 „ ;	8 „ ;	„ „ 1,2 „
21. VI. 13	„	4. VII. 13	1,1—14,3 = 13,2 „ ;	13 „ ;	„ „ 1 „
27. VI. 13	„	11. VII. 13	0,9—14,5 = 13,6 „ ;	14 „ ;	„ „ 0,9 „
30. VI. 13	„	15. VII. 13	0,7—16,2 = 15,5 „ ;	15 „ ;	„ „ 1 „
4. VII. 13	„	22. VII. 13	0,6—13,5 = 12,9 „ ;	15 „ ;	„ „ 0,8 „
16. VII. 13	„	26. VII. 13	3,1—14,6 = 11,5 „ ;	10 „ ;	„ „ 1,1 „
27. VII. 13	„	9. VIII. 13	0,8—21,1 = 20,3 „ ;	12 „ ;	„ „ 1,7 „
30. VII. 13	„	10. VIII. 13	1,2—22,8 = 21,6 „ ;	11 „ ;	„ „ 1,9 „
31. VII. 13	„	10. VIII. 13	1,1—18,8 = 17,7 „ ;	11 „ ;	„ „ 1,7 „

Vergleicht man diese Werte mit jenen, die bei Pflanze I zur gleichen Sommerszeit, allerdings in dem günstigeren Sommer 1911, beobachtet wurden, so erkennt man, daß die Pflanze II weniger kräftig wuchs. Die Blätter waren deutlich kleiner, der tägliche Zuwachs geringer.

Im Laufe des Augusts wurde das Wachstum lebhafter, die Blätter erreichten größere Längen. Es waren im August 7 Blätter fertig ausgebildet (2 davon Ende Juli angelegt). Ihre Längen = 18,6; 26,9; 27,7; 26,4; 23,6; 21,2; 19,1. Hier trat die Zunahme, dann Abnahme der Größe innerhalb eines Blattschubes deutlich hervor. Dazu kamen 4 im Wachstum begriffene Blätter.

Die Hauptfrage war, wie die Pflanze sich im Winter verhalten würde. Zunächst entfalteten sich die Blätter normal:

10. IX.	bis	19. IX. 13	0,9—28,8 = 27,9 cm;	9 Tg.;	pr. Tg. 2,1 cm
11. IX.	„	28. IX. 13	0,9—27,1 = 26,2 „ ;	17 „ ;	„ „ 1,5 „
17. IX.	„	4. X. 13	1,1—18,1 = 17 „ ;	17 „ ;	„ „ 1 „
19. IX.	„	6. X. 13	1,2—21,2 = 20 „ ;	17 „ ;	„ „ 1,2 „
25. IX.	„	5. X. 13	0,7—20,1 = 19,4 „ ;	10 „ ;	„ „ 1,7 „
30. IX.	„	20. X. 13	1,1—30,3 = 29,2 „ ;	20 „ ;	„ „ 1,4 „
6. X.	„	23. X. 13	1,7—35,5 = 33,8 „ ;	17 „ ;	„ „ 1,9 „
7. X.	„	25. X. 13	0,7—25,8 = 24,1 „ ;	18 „ ;	„ „ 1,4 „
12. X.	„	29. X. 13	0,9—19,2 = 18,3 „ ;	17 „ ;	„ „ 1 „
19. X.	„	3. XI. 13	1,3—28,5 = 27,2 „ ;	15 „ ;	„ „ 1,8 „
23. X.	„	9. XI. 13	0,9—25,3 = 24,4 „ ;	17 „ ;	„ „ 1,6 „
10. XI.	„	22. XI. 13	1,2— 5,4 = 4,2 „ ;	12 „ ;	„ „ 0,3 „
10. XI.	„	22. XI. 13	0,7— 2,5 = 1,8 „ ;	12 „ ;	„ „ 0,15 „

Während in den Monaten September und Oktober noch lebhaftes Wachstum der Blätter stattfand, die übrigens nicht in regelmäßigen Schüben, sondern sukzessive angelegt wurden, nahm

es mit dem November infolge der Abnahme der Lichtmenge stark ab. Jetzt begann wieder der Kampf der Pflanze mit dem Nachteil der zu geringen Lichtmenge. Unaufhörlich legte der Vegetationspunkt neue Blätter an, die nach geringer Verlängerung abstarben und abfielen. Ich erwähne kurz die Termine des Erscheinens und die Zahl der Blättchen. 3. XI. 3: 24. XI. 3; 26. XI. 3; 27. XI. 1: 6. XII. 2; 8. XII. 3; 10. XII. 2; 14. XII. 1; 21. XII. 1; 24. XII. 3 — im ganzen 22 Blätter im November und Dezember. In diesen Monaten fand auch ein stärkerer Laubabfall statt, indem langsam nacheinander 25 alte Blätter abfielen.

Von Ende Dezember ab wurde das Wachstum der jungen Blätter ein wenig stärker:

27. XII. 13 bis 18. I. 14 1,3—19,3 = 18 cm: 22 Tg.; pr. Tg. 0,6 cm
andere Blattanlagen fielen frühzeitig ab.

18. I. bis 8. II. 0,9—22,5 = 21,6 cm; 21 Tg.; pr. Tg. 1 cm
21. I. „ 8. II. 1 —25,5 = 24,5 „ ; 18 „ ; „ „ 1,4 „
22. I. „ 9. II. 1 —22,5 = 21,5 „ ; 18 „ ; „ „ 1,2 „
3 andere Blättchen fielen bis 12. II. ab.

13. II. bis 1. III. 0,9—25,8 = 24,9 cm: 16 Tg.; pr. Tg. 1,5 cm
14. II. „ 1. III. 1,1—17,8 = 16,7 „ ; 15 „ ; „ „ 1,1 „
Am 2. III. traten 2 Blättchen auf, die später abfielen.

12. III. bis 30. III. 0,6—31,1 = 30,5 cm: 18 Tg.; pr. Tg. 1,7 cm
15. III. „ 31. III. 1,2—34,8 = 33,6 „ : 16 „ ; „ „ 2,1 „
15. III. „ 31. III. 0,8—31,6 = 30,8 „ : 16 „ ; „ „ 1,9 „

Im Laufe des Aprils 1914 entwickelten sich 6 neue kräftige Blätter; noch lebhafter wurde das Wachstum im Sommer:

2. V. bis 17. V. 14 1,3—27,4 = 26,1 cm; 15 Tg.: pr. Tg. 1,6 cm
4. V. „ 20. V. 14 1,4—23,7 = 22,3 „ ; 16 „ : „ „ 1,4 „
9. V. „ 23. V. 14 1,3—24,9 = 23,6 „ ; 14 „ : „ „ 1,7 „
27. V. „ 18. IV. 14 0,9—51,1 = 50,2 „ : 22 „ ; „ „ 2,2 „
9. VI. „ 20. VI. 14 2 —42,2 = 40,2 „ ; 11 „ ; „ „ 3,6 „
9. VI. „ 20. VI. 14 2 —33,3 = 31,3 „ : 11 „ ; „ „ 2,8 „
9. VI. „ 20. VI. 14 1,6—31,7 = 30,1 „ : 11 „ ; „ „ 2,7 „
11. VI. „ 21. VI. 14 1,3—27,2 = 25,9 „ : 10 „ ; „ „ 2,6 „
11. VI. „ 22. VI. 14 1,2—24,6 = 23,4 „ ; 11 „ : „ „ 2,2 „
15. VI. „ 23. VI. 14 2,7—22 = 19,3 „ ; 8 „ : „ „ 2,4 „

Die Pflanze war im intensivsten Treiben begriffen, in einem Grade, wie es auch bei Pflanze I nicht beobachtet worden war. Die Länge eines Blattes erreichte 50 cm, der durchschnittliche tägliche Zuwachs den Wert von 3,6 cm.

Das Wachstum ging ununterbrochen weiter. Am 23. VI. zeigte sich das erste Blättchen eines neuen Schubes, der bis zum 14. VII. vollendet war: die Länge der aufeinanderfolgenden Blätter = 27,2: 36,3; 39,3; 30,9; 29; 29; 19,8 cm. Am 13. VII. sah ich das erste Blättchen des nächsten Schubes, es wurden wieder 7 Blätter angelegt, von denen aber nur 4 zur Entfaltung gelangten. Länge am 31. VII. = 35,8; 22,2; 23,8; 13,1.

Der Sproß hörte mit seinem Wachstum auf im Zusammenhang damit, daß seit 23. VII. 3 Seitensprosse an ihm sich stärker entwickelten, von denen ich nur einen stehen ließ. An dem sich langsam streckenden Triebe entstanden im August sukzessive 16 neue Blätter, von denen sich aber nur die ersten 8 zu ansehnlicher Länge streckten: 25,7; 26,1; 28,8; 23,6; 24,2: 26,1; 25,8. Das Wachstum nahm nach dem 8. Blatte ab, die Blätter erreichten bis zum 9. IX. eine Länge von 7,6; 7,7; 4,4; 4,5: 2,4; 2.2 cm und vertrockneten bald.

Gleichzeitig erfolgte ein auffallend lebhaftes Treiben von neuen Seitensprossen; an dem letzten Trieb entstanden im August 8 neue Triebe, im September wuchsen auch die Knospen an den älteren Trieben hervor. Möglicherweise hing diese Tätigkeit damit zusammen, daß ich im August die Erde mehrere Male mit Dungwasser (Taubenkot seit längerer Zeit mit Wasser angesetzt) begoß. In dieser Zeit starker Sproßbildung, d. h. vor allem der Streckung der Achsen wird korrelativ die Ausbildung der Blattanlagen in hohem Grade behindert, da der Zustrom der Nährstoffe zu ihnen sehr eingeschränkt ist. Ich nahm am 11. IX. die meisten Seitensprosse fort. An der Spitze des obersten Triebes entstanden Mitte September 8 Blätter, die bis zum 30. IX. nur geringe Längen erreichten und abfielen. Erst die vom 2. X. ab gewachsenen Blattanlagen entfalteten sich zum großen Teil normal. Gleichzeitig trieb der Sproß nahe der Spitze einen neuen Trieb mit sukzessive entstehenden 7 Blättern, die im Laufe des Oktobers zu kräftiger Ausbildung gelangten. An der ganzen Pflanze waren Mitte Oktober 9 Sprosse in Blattbildung begriffen.

Die Pflanze II hatte vom 5. Oktober 1912 bis Ende Oktober 1914, also volle 2 Jahre, ununterbrochen getrieben

Theobroma cacao treibt in Ceylon nach Smith 5 mal im Jahr, in Java nach Volkens 2 mal allgemein, in einzelnen Zwischenzeiten nur an gewissen Zweigsystemen. Junge Topfpflanzen in Buitenzorg zeigten im Winterhalbjahr abwechselnd Treib- und Ruheperioden; sie ließen sich aus der Ruhe zum Treiben durch Entblätterung oder durch Nährsalzlösung erwecken (s. S. 752).

Ganz anders verhielten sich die jungen aus Buitenzorg stammenden Pflanzen im Gewächshaus in Heidelberg. Bei Pflanze I ununterbrochenes Wachstum während eines Jahres mit Ausnahme einer Ruhezeit von 17 Tagen im November; bei Pflanze II ununterbrochenes Wachstum von 11. X. 1912 bis Ende Oktober 1914, also volle 2 Jahre. Folglich existiert in der spezifischen Struktur der *Theobroma* keine Einrichtung dafür, daß nach einem vorhergehenden Wachstum notwendig Ruhe eintreten müsse. Wenn tatsächlich Ruhepausen z. B. in den Tropen erfolgen, so muß der Grund in den besonderen Außenbedingungen liegen.

Im Vergleich zu *Terminalia* fallen bei *Theobroma* zwei Unterschiede auf. Diese Art vermag nicht zur Zeit geringster Lichtmenge in unserem Klima (genauer gesagt, in dem bestimmten Gewächshaus von Heidelberg) ihre Blätter zur normalen Ausbildung zu bringen. Sie erzeugt unaufhörlich junge Blätter, die im November, Dezember sehr frühe abfallen. Ferner besteht bei den Vegetationspunkten der Sprosse der *Theobroma* die Neigung, nach einigem sehr verschieden langem Wachsen abzusterben; sie werden durch Seitensprosse ersetzt — ein Vorgang, der bei einheimischen Bäumen, Linde usw., die Regel ist —. Dieses Absterben erfolgt besonders zur Zeit geringster Lichtmenge; es wurde aber auch beobachtet im Sommer in Verbindung mit sehr intensiver Bildung von Seitensprossen.

Die ziemlich gleichzeitige Bildung von Blättern in einem Blattschube (Volkens) ist für *Theobroma* charakteristisch — aber wie jedes andere Merkmal gebunden an bestimmte äußere Bedingungen, durchaus nicht notwendig unter allen Umständen eintretend. Die Blattschübe traten in Heidelberg am ausgeprägtesten im Sommer ein, wenn die Streckung der Blätter sehr lebhaft war, diese relativ sehr groß wurden. Die starke Längenzunahme, bei der viel Nahrungssubstanz in Anspruch genommen wurde, hält möglicherweise die jungen Blattanlagen zurück, so daß diese sich erst strecken können, wenn das Wachstum des Blattschubes abnimmt. Daraus würde sich auch das Verständnis für die andere Art der

Blattbildung ergeben, bei der die Blätter ganz sukzessiv wie bei den meisten einheimischen Bäumen entstehen. Wir bemerken dieses langsame Nacheinander in der Entstehung während des ganzen Winters, in dem die Blattstreckung sehr stark gehemmt ist, ferner während des Frühjahrs, in dem die Blattstreckung noch relativ langsam vor sich geht, schließlich auch im Sommer für den Fall, daß die Streckung der Äste sehr lebhaft ist, die dann eine gewisse Hemmung auf die Entwicklung ihrer Blätter ausübt.

Albizzia stipulata
(Mimosaceae).

Dieser Baum ist nach Koorders (K. u. V. I, S. 305) in Java besonders in Mitteljava mit deutlich periodischem Klima verbreitet. Er steht zur Zeit des trocknen Ostmonsuns (unserer Sommerzeit) monatelang kahl. Nach Simon (1914, S. 107) ruhten größere Exemplare in Buitenzorg zwischen Januar und Juli etwa 2 bis 3 Monate: die einzelnen Individuen trieben zu verschiedenen Zeiten von April bis Juli. In Ceylon steht nach Wright (1905, S. 499) die Art 9—21 Tage blattlos im Februar und treibt darauf neue Blätter.

Ganz entgegengesetzt verhielten sich die jungen Exemplare, die ich in Buitenzorg Winter 10/11 untersuchte. Die jungen Topfpflanzen wuchsen von Oktober bis Mitte Februar (Abschluß der Beobachtung) ununterbrochen fort. *Albizzia stipulata* wie *moluccana* waren die einzigen Baumarten (unter 20 Arten), die in den kleinen Töpfen dieses Verhalten aufwiesen (Klebs, 1911, S. 34). Ich stellte einige Versuche an, hauptsächlich um den Einfluß des Lichtes zu prüfen. Eine Topfpflanze wurde am 27. X. 10 dunkel gestellt. Sie warf in 2—3 Tagen ihre sämtlichen Blätter ab und zeigte bis 12. XI. keine Neubildung. An diesem Tage hell gestellt, entwickelte sie in wenigen Tagen neue Blätter. Am 2. XII. stand das Bäumchen in vollem Laube. Es wurde am 24. XII. 10 wieder ins Dunkle gebracht mit dem gleichen Erfolg schneller Entblätterung ohne merkbares Wachstum. Am 28. XII. beleuchtet, bildete die Pflanze in wenigen Tagen Blätter an der Spitze wie aus zahlreichen Seitenknospen. Ich wiederholte den Versuch mit einer zweiten Topfpflanze mit dem gleichen Resultat.

Gegenüber den Beobachtungen Simons ist hervorzuheben, daß ein jüngerer Baum im Leguminosenquartier des Buitenzorger

Gartens ebenfalls von Oktober bis Februar (jedenfalls auch weiter) ununterbrochen wuchs. Messungen des Blattwachstums wurden erst am 28. XI. begonnen und dauerten bis 4. I. 11. Das Bäumchen hatte eine Höhe von ca. 2 m: an einem Seitenzweig wurden die Messungen ausgeführt. Die Sproßachse hatte sich vom 1. XII. bis 21. I. von 8,2 auf 85,6 cm, d. h. um 77,4 cm verlängert — pro Tag durchschnittlich 1,5 cm. Ich gebe die Messungen einiger Blätter, deren Länge bestimmt wurde, von der Stielbasis bis zur Spitze der obersten Fiedern:

3. XII. 10 bis 17. XII. 10 3 —27,6 = 24,6 cm; 14 Tg.: pro Tg. 1,7 cm
3. XII. 10 „ 19. XII. 10 2,8—25,5 = 22,7 „ ; 16 „ : „ „ 1,4 „
5. XII. 10 „ 19. XII. 10 4,3—27,1 = 22,8 „ ; 14 „ ; „ „ 1,6 „
9. XII. 10 „ 19. XII. 10 2,8—26,8 = 24 „ ; 10 „ : „ „ 2,4 „
11. XII. 10 „ 19. XII. 10 4,5—21,5 = 17 „ ; 8 „ : „ „ 2,1 „
16. XII. 10 „ 3. I. 11 3,7—29,0 = 25,3 „ : 18 „ : „ „ 1,4 „
17. XII. 10 „ 3. I. 11 3,8—29,5 = 25,7 „ : 17 „ ; „ „ 1,5 „
21. XII. 10 „ 4. I. 11 6,7—32,2 = 25,5 „ ; 14 „ ; „ „ 1,8 „

Die täglichen Messungen, bei denen das Blatt gestreckt werden mußte, schädigten die empfindlichen Blätter etwas. Denn ich bemerkte, daß an nicht gemessenen Zweigen die Blätter eine Länge von 40—50 cm erlangten.

Untersuchungen in Heidelberg.

Ich benutzte dazu junge Keimlinge (Aussaat Februar 1911). Ein solcher 5,2 cm hoch wurde am 20. VII. 11 frei ausgepflanzt. Blattmessungen:

14. VII. 11 bis 20. VII. 11 2,9— 7,5 = 4,6 cm; 6 Tg.; pro Tg. 0,7 cm
18. VII. 11 „ 26. VII. 11 0,9— 8,2 = 7,3 „ : 8 „ ; „ „ 0,9 „
23. VII. 11 „ 3. VIII. 11 0,4—10,4 = 10 „ ; 11 „ ; „ „ 0,9 „
28. VII. 11 „ 6. VIII. 11 0,6— 9,8 = 9,2 „ ; 9 „ ; „ „ 1 „
3. VIII. 11 „ 9. VIII. 11 0,7—10 = 9,3 „ ; 6 „ ; „ „ 1,5 „

Die Pflanze wuchs allmählich stärker; im Laufe des Augusts erreichte sie, am 9. IX. gemessen, eine Höhe von 38,8 cm, d. h. das 7fache der Länge bei Beginn der Verpflanzung; Blattwachstum:

10. IX. bis 24. IX. 1,2—20,8 = 19,6 cm; 14 Tg.; pro Tg. 1,4 cm
17. IX. „ 28. IX. 2 —25 = 23 „ ; 11 „ ; „ „ 2,1 „
26. IX. „ 6. X. 3,6—27,5 = 23,9 „ ; 10 „ ; „ „ 2,4 „

Im September erreichte der tägliche Zuwachs bereits die Werte, die an dem jungen Baum in Buitenzorg beobachtet worden waren.

Im Oktober stellte ich aus anderen Gründen Versuche mit der Pflanze an, wobei ich an jungen Blättern teils die Fiedern der einen Seite, teils die beider Seiten entfernte. Ich gehe nicht weiter darauf ein, weil sich keine besonderen Resultate ergaben; das Wachstum der betreffenden Blätter wurde nur stark verringert.

Am 16. X. 11 nahm ich die Pflanze von ihrem Platz und setzte sie in einen Topf. Die Neubildung von Blättern ging zunächst ungestört weiter, das letzte gemessene Blatt erreichte am 27. XII. seine Endgröße (23,6 cm). Das folgende, 13 cm, wuchs aber seit dem 20. XII. nicht mehr — die Pflanze ruhte bis 15. I. 12. In dieser Zeit der geringsten Lichtmenge warf die Pflanze auch den größeren Teil der Blätter ab. Ich entfernte am 15. I. die drei letzten Blätter — es begann sofort das Wachstum des jüngsten Blattes:

16. I. 12	bis	10. II. 12	1,6—15,3	= 13,7 cm;	25 Tg.;	pro Tg. 0,5 cm
31. I. 12	„	20. II. 12	1 —14	= 13 „ ;	20 „ ;	„ „ 0,65 „
15. II. 12	„	23. II. 12	1,1—16,8	= 15,7 „ ;	10 „ ;	„ „ 1,5 „

Mit zunehmender Lichtmenge wuchs die Pflanze stärker und trieb von nun ab ununterbrochen weiter: besondere Messungen wurden nicht angestellt.

Dagegen untersuchte ich im folgenden Winter, ob die Ruhezeit im Dezember nicht ebenso wie bei *Terminalia* durch gute Bodendüngung beseitigt werden könnte. Ein anderes Exemplar (gleichaltrig), das bisher in einem kleinen Topf kultiviert worden war, wurde am 20. XII. 12 in einen großen Topf mit gut gedüngter Erde versetzt.

21. XI. 12	bis	1. XII. 12	4,3— 8	= 3,7 cm;	9 Tg.;	pro Tg. 0,4 cm
21. XI. 12	„	11. XII. 12	0,7—10,2	= 9,5 „ ;	20 „ ;	„ „ 0,5 „
6. XII. 12	„	28. XII. 12	0,7— 7,7	= 7 „ ;	22 „ ;	„ „ 0,3 „
16. XII. 12	„	16. I. 13	0,6—10,5	= 9,9 „ ;	31 „ ;	„ „ 0,3 „
8. I. 13	„	3. II. 13	0,7— 8,3	= 7,6 „ ;	26 „ ;	„ „ 0,3 „
1. II. 13	„	21. II. 13	0,7— 8,5	= 7,8 „ ;	20 „ ;	„ „ 0,4 „

Das im November frisch eingepflanzte Bäumchen wuchs ununterbrochen den ganzen Winter nur mit stark verminderter Geschwindigkeit. Es gab demnach keine Ruhezeit, und zugleich zeigte die Pflanze keinen deutlichen Laubabfall.

Eine zweite Frage, die mich interessierte, betraf den Einfluß des Lichtes. In den Dunkelversuchen in Buitenzorg hatte ich kein Wachstum bemerkt, ohne allerdings Messungen anzustellen. Daher wiederholte ich den Versuch.

Ein drittes Exemplar war in einem kleinen Topf seit einiger Zeit gewachsen; am 13. V. 1912 begann ich die Messungen:

13. V. bis 30. V. 1,6—23,5 = 21,9 cm; 17 Tg.; pro Tg. 1,3 cm.

Am 1. VI. wurde die Pflanze an ihrem Platz im Gewächshaus durch einen schwarzen Pappzylinder verdunkelt. In den nächsten Tagen fielen, wie in Buitenzorg die Fiedern, dann die Spindeln ab. Bei Beginn des Versuches waren zwei Blattanlagen vorhanden, 6,6 und 1,1 cm lang. Das erste Blättchen streckte sich bis zum 6. VI. bis auf 10,6 cm, das zweite wuchs nach 24 Stunden (2. VI.) bis auf 1,4 cm und blieb dann unverändert — der Vegetationspunkt ruhte. Am 7. VI. wurde diese Pflanze hell gestellt und fing in den ersten 24 Stunden an zu wachsen:

8. VI. 12	bis	18. VI. 12	2 —22,1	= 20,1 cm;	10 Tg.;	pro Tg.	2 cm
15. VI. 12	„	24. VI. 12	4,8—19,8	= 15 „ ;	9 „ ;	„ „	1,6 „
20. VI. 12	„	1. VII. 12	1,4—20,6	= 19,2 „ ;	11 „ ;	„ „	1,8 „
25. VI. 12	„	7. VII. 12	2 —20	= 18 „ ;	12 „ ;	„ „	1,5 „

Am 8. VII. wurde die Pflanze von neuem verdunkelt; in wenigen Tagen wurde sie blattlos. Die jungen Blätter, 4,9 und 1,1 cm, streckten sich in den ersten 24 Stunden auf 5,5 und 1,2 cm, wuchsen dann aber nicht mehr. Am 13. VII. hell gestellt, begann die Pflanze sofort zu wachsen.

Der Aufenthalt im Dunkeln bewirkt bei *Albizzia stipulata* einen schnellen Eintritt der Ruhe. Beleuchtung regt sofort wieder zum Wachstum an. Es fragte sich, ob hier eine besondere Lichtwirkung vorliege, ähnlich wie bei der Buche, oder ob wesentlich nur der Mangel an aufgespeicherten Assimilationsprodukten Schuld daran wäre. Ich nahm die Pflanze II, die sehr kräftig herangewachsen war, und setzte sie am 15. V. 1913 noch in neue Erde, in der sie sehr lebhaft sich entwickelte.

Am 9. VI. 13 wurde die Pflanze unter einen großen Dunkelzylinder gestellt. Das jüngste Blatt war 1,4 cm lang. Die älteren Blätter fielen in den nächsten Tagen ab, die Pflanze stand am 12. VI. kahl. Aber das Wachstum ging weiter.

9. VI. 13	bis	22. VI. 13	1,4—11,8	= 10,4 cm;	11 Tg.;	pro Tg.	0,9 cm
12. VI. 13	„	24. VI. 13	1,2—18,4	= 17,2 „ ;	12 „ ;	„ „	1,4 „

Dabei fielen während des Wachstums der jungen Blätter einige ihrer Fiedern ab. Noch eine dritte Blattanlage wuchs im Dunkeln bis auf 16,5 cm — dann trat Ruhe ein. Das jüngste Blatt wuchs

seit dem 24. VI. nicht mehr. Am 3. VII. hell gestellt, begann die Pflanze von neuem zu wachsen.

Es hängt sehr wahrscheinlich von dem Vorrat an Assimilationsprodukten ab, ob die jungen Blätter im Dunkeln eine Zeitlang wachsen oder nicht. Im allgemeinen speichert *Alb. stipulata* bei nicht sehr üppiger Bodenernährung zu wenig auf; außerdem beraubt der schnelle Abfall aller älteren Blätter die Pflanze vieler brauchbarer Stoffe, so daß schnell die Ruhe eintritt. Eine Nachwirkung des Aufenthaltes im Dunkeln in bezug auf den Beginn des Wachstums ließ sich nicht erkennen, da die Pflanze im Licht sofort ihr Wachstum wieder aufnahm.

Die Untersuchungen in Heidelberg haben meine Beobachtungen in Buitenzorg in allen Punkten bestätigt und erweitert. *Albizzia stipulata* besitzt zweifellos die Potenz zu fortdauerndem Wachstum, sie wächst sogar ununterbrochen bei geringer Lichtmenge im Winter Heidelbergs, vorausgesetzt, daß sie vom Boden aus reichlich ernährt wird. Sobald das nicht der Fall ist, bewirkt die Lichtmenge des Novembers und des Dezembers eine Ruhezeit. Wenn *Albizzia* monatelang kahl bleibt und sehr wahrscheinlich dabei ruht wie zur Trockenheit in Mitteljava, sich belaubt und wächst zur Regenzeit, so liegt hier die Abhängigkeit der Periode von dem Wechsel des Klimas, speziell der Feuchtigkeit klar vor Augen. Wenn ältere Bäume im regenfeuchten Klima von Westjava nach Simon 2—3 Monate ruhen, so kann man mit großer Wahrscheinlichkeit vermuten, daß diese Ruhe mit einer gewissen Verminderung der Nährstoffsalzzufuhr nach vorhergehender starker Inanspruchnahme zusammenhängt.

Ein periodischer Wechsel von Ruhe und Wachstum läßt sich bei *Albizzia stipulata* jederzeit hervorrufen durch den Wechsel von Licht und Dunkelheit. Die Ruhe im Dunkeln tritt um so schneller ein, je weniger gut der allgemeine Ernährungszustand der Pflanze ist.

Sterculia macrophylla (Fig. 3, S. 767) (Sterculiaceae).

Dieser in Java verbreitete Baum wirft nach Koorders (K. u. V. II, S. 144) einige Tage vor dem Blühen im Mai seine Blätter ab. Auch Volkens (1912, S. 13) gibt an, daß diese wie andere Arten zur Zeit unseres Frühlings kahl werden und darauf sich neu belauben. Für *St. macrophylla* var. *falco* gibt dagegen Simon

(1914, S. 121) an, daß der Baum erst Ende Juni kahl wurde und dann sich belaubte. Aus den Beobachtungen der beiden Forscher geht nicht hervor, ob die Spezies ein- oder zweimal im Jahre treibt.

Ich untersuchte im Winter 10/11 in Buitenzorg eine Anzahl junger Pflanzen (Aussaat 9. VIII. 09); sie befanden sich seit ihrer Keimung im gleichen Topf. Ich gebe einige Versuche mit ihnen genauer an.

Pflanze I zeigte Oktober 1910 kein Wachstum; sie wurde 21. X. dunkel gestellt und nach Verlust ihrer Blätter hell. Am 9. XII. waren junge Blätter sichtbar — im ganzen fünf; sie erreichten bis 4. I. 11 die Längen: 20,1; 27,4; 22,3; 18,1; 9,9 cm. Die Länge wurde bestimmt von der Basis des Stieles bis zur Spitze des mittleren größten Lappens des handförmig geteilten Blattes. Da keine neuen Blattanlagen vorhanden waren, entblätterte ich die Pflanze am 4. I.; am 19. I. erschien das erste junge Blatt, und im Laufe des Februars folgten neue.

Pflanze II wurde im Ruhezustand am 27. X. 10 verdunkelt, am 12. XI. ohne Blätter hell gestellt. Sie fing erst am 1. XII. an zu treiben, es entstanden vier neue Blätter, die bis zum 31. XII. folgende Längen erreichten: 35,6; 27,3; 22,9; 14,1 cm. Die Pflanze ruhte bis zum 13. I., an welchem Tage ich sie entblätterte; bei ihr dauerte es ungefähr einen Monat, bis die neuen Blätter erschienen.

Pflanze III befand sich im November in Ruhe, sie wurde am 28. XI. frei in ein Beet ausgepflanzt. Am 14. XII. trat ein deutliches Treiben von fünf Blättern ein: Längen von drei = 32,9; 33,6; 26,4 cm bis zum 4. I. An diesem Tage nahm ich die fünf Blätter fort; am 11. I. erschienen bereits vier neue Blätter.

Pflanze IV wurde am 27. X. entblättert, die jungen Blätter erschienen am 4. XI., blieben aber klein. Am 6. XII. wurde der Topf mit der wieder ruhenden Pflanze durch tägliche Zuführung von 0,1 Knoplösung ernährt. Am 21. XII. trat ein neuer Blattschub hervor, der sich bis zum 4. I. fertig ausbildete. Zwei der Blätter erreichten im Vergleich zu den bisher gemessenen Blättern die auffallende Größe von 44,8 und 41,8 cm. Am 11. I. wurde die Pflanze entblättert, vom 22. I. ab nur mit Wasser begossen. Ende Januar erschienen die neuen Blätter.

Die jungen, ärmlich ernährten Pflanzen zeigten nach den Versuchen die Neigung, nach Erzeugung eines Blattschubes in Ruhe überzugehen. Man konnte sie wieder zum Wachstum erwecken

durch Entblätterung oder Verpflanzen in frische Erde oder Begießen mit Nährsalzlösung. Durch Kombinationen dieser Methoden konnte die gleiche Pflanze im Laufe von 3 Monaten dreimal zum Treiben gebracht werden.

Eines der Versuchsexemplare (nicht sicher welches) wurde nach Heidelberg gebracht. Es befand sich in vollem Treiben seit Mai und wurde am 8. VII. 1911 frei ausgepflanzt. Neben 3 be-



Fig. 3. *Sterculia macrophylla.*

Junge Pflanze aus Buitenzorg, am 8. VII. 1911 frei ausgepflanzt im Gewächshaus Heidelberg, am 11. X. 1911 in einen Topf gesetzt; photogr. 10. VII. 1912; $^1/_{13}$.

reits ausgewachsenen Blättern fanden sich 3 Anlagen, die gemessen wurden:

8. VII.	bis	26. VII.	1.4—30	= 28,6 cm;	18 Tg.:	pro Tg. 1,6 cm
8. VII.	„	26. VII.	1,1—28,6	= 27,5 „ :	18 „ :	„ „ 1,5 „
27. VII.	„	9. VIII.	0,7—42,8	= 42,1 „ :	13 „ :	„ „ 3,3 „

Am 28. VII. erschienen 2 neue Blattanlagen, am 3. VIII. eine 3., die während des Augusts heranwuchsen, in welcher Zeit 5 neue

Blätter sich entwickelten mit Längen von 35; 64,1; 62,7; 49,7; 29,6 cm, Größen, die zum Teil die in Buitenzorg beobachteten Werte weit übertrafen. Außerdem zeigten sich 2 neue Blättchen:

10. IX. bis 1. X. 1,2—61,9 = 60,7 cm; 21 Tg.; pro Tg. 3 cm

Am 17. IX. entstanden 3 neue Blätter, am 2. X. und 5. X. wieder je ein neues. Die Pflanze hatte in den 5 Monaten Mai bis Oktober ununterbrochen neue Blätter getrieben. Während die Pflanze in Buitenzorg je einen typischen Blattschub erzeugte, bei dem die jungen Blätter fast gleichzeitig angelegt wurden, hat sich dieser Charakter im Sommer 1911 im Heidelberger Gewächshaus stark verändert, da die Blätter im Laufe der Monate nacheinander angelegt wurden.

Der Stamm der Pflanze hatte sich im gleichen Sommer sehr mächtig entwickelt, so daß die jungen Blätter an das Glasdach anstießen. Ich mußte die Pflanze am 11. X. in einen Topf setzen und tiefer stellen. Das Wachstum hörte sofort auf, das letzte junge Blatt, 1,4 cm, veränderte sich nicht und fiel später ab. Die Ruhe dauerte bis Anfang Februar 1912; es entstanden dann 3 neue Blätter; 2 gemessen:

15. II. 12 bis 16. III. 12 1 —31,5 = 30,5 cm: 30 Tg.: pro Tg. 1 cm
16. II. 12 „ 14. III. 12 1,3—44,1 = 42,8 „ ; 27 „ ; „ „ 1,6 „

Während dieses Treibens fielen allmählich die alten Blätter ab.

Am 5. III. wurden wieder 3 neue Blattanlagen sichtbar, von denen eines sich gut entwickelte; am 21. III. erschienen 2, am 29. IV. 5 neue Blätter; eines gemessen:

2. V. 12 bis 27. V. 12 1,2—76,2 = 75 cm: 25 Tg.: pro Tg. 3 cm

Am 13. V. wurden 3 Blätter sichtbar
„ 19. V. „ 5 „ „
„ 1. VI. „ 3 „ „

Das letzte jüngere Blatt entwickelte sich vom 1. VI. ab nicht weiter — es trat Ruhe ein bis 27. VI. Am 25. VI. düngte ich den Topf mit Wagnerschem Düngsalz. Vom 27. VI. ab entfaltete sich das junge Blatt:

27. VI. bis 9. VII. 2,7—60,4 = 57,7 cm; 12 Tg.; pro Tg. 4,8 cm

Anfang Juli traten 7 junge Blätter ziemlich gleichzeitig auf, die sich schnell streckten, das jüngste unter ihnen beendigte am 13. VII. sein Wachstum. Dann trat wieder Ruhe ein bis 1. X., zwei neue ganz kleine Blattanlagen blieben unentwickelt und starben ab.

Am 1. X. erschien ein neuer Blattschub, aber die sämtlichen jungen Blätter hörten nach kurzem Wachstum damit auf und starben nach einiger Zeit ab, zweifellos infolge zu geringer Lichtmenge. Im Laufe des Novembers und Dezembers fielen die Blätter nacheinander ab, am 29. XII. war die Pflanze kahl.

Anfang März 1913 trat ein neuer Blattschub hervor: es entwickelten sich 13 Blätter. Am 27. V. erschien ein 2. Blattschub, der bis Mitte Juni ausgewachsen war. Ich nahm aus dem Topf vorsichtig die alte Erde fort und ersetzte sie durch neue. Die Pflanze wurde auch in den kühleren Teil des Gewächshauses gestellt.

Das Bäumchen ruhte von Mitte Juni 1913 bis Mitte April 1914, d. h. 10 Monate. Im Laufe des Oktobers begann der allmähliche Blattabfall; am 26. XII. 1913 war die Pflanze kahl.

Mitte April 1914 trat der neue Blattschub von 9 Blättern auf, die ihr Wachstum am 10. Mai abschlossen. Ich machte am 10. V. am oberen Teil des Stammes Einschnitte und umgab die Stelle mit feuchtem Moos, um Wurzelbildung zu veranlassen. Vielleicht wirkten diese Einschnitte dabei mit, daß am 5. VI. ein 2. Blattschub entstand, der bis zum 26. VI. fertig ausgebildet war. Von dieser Zeit ab ruhte die Pflanze, wahrscheinlich ruht sie bis zum folgenden Frühjahr April 1915.

Nach diesen Ergebnissen zeigt *Sterculia macrophylla* sehr auffällige Variationen ihrer Wachstumsweise je nach den Bedingungen, unter denen sie lebt.

Ältere Bäume in Buitenzorg im Jahr einmal (vielleicht auch zweimal) treibend, sonst ruhend. Junge Exemplare im Topf in Buitenzorg im Winter- (Regen-) halbjahr nach der Bildung eines Blattschubes ruhend: erneutes Treiben nach Entblätterung oder nach Verpflanzung ins freie Gartenland oder durch Begießen des Topfes mit Nährsalzlösung. Zwei- oder dreimaliges Treiben vom November bis Februar (4 Monate).

Junges Exemplar in Heidelberg.

Frei ausgepflanzt, ununterbrochenes Wachstum von Juni bis Oktober 1911 — 5 Monate. Keine deutlichen Blattschübe, sukzessiv entstehende Blätter.

Nach Versetzung im Topf Ruhe während der Winterszeit 1911/12, von Anfang Oktober bis Anfang Februar — 4 Monate.

Treiben von Anfang Februar 1912 bis Anfang Juni — 4 Monate. Keine deutlichen Blattschübe.

Ruhe vom 1. Juni bis 27. Juni — 26 Tage.

Treiben mit Bildung eines Blattschubes im Juli — 16 Tage.

Ruhe vom 18. Juli bis 1. Oktober 1912 — $2^1/_2$ Monate.

Treiben eines Blattschubes im Oktober, Blattanlagen verkümmernd.

Ruhe im Winter 1912/13 von Anfang Oktober bis Anfang März — 5 Monate.

Treiben eines neuen Blattschubes Anfang März bis Ende April 1913 — ca. 3 Wochen.

Ruhe von April bis Ende Mai 1913 — ca. 4 Wochen.

Treiben von Ende Mai bis Mitte Juni — ca. 3 Wochen.

Ruhe Sommer und Winter 13/14, von Mitte Juni bis Mitte April 1914 — 10 Monate.

Treiben von Mitte April bis Anfang Mai 1914 — ca. 3 Wochen.

Ruhe vom 10. Mai bis 5. Juni — 26 Tage.

Treiben Anfang Juni bis Ende Juni — 3 Wochen.

Ruhe von Ende Juni 1914 bis wahrscheinlich April 1915.

Die interessanteste Erscheinung tritt uns in der Tatsache entgegen, daß je länger die Pflanze sich im Topf mit begrenzter Erdmenge befand, um so länger die Ruhezeiten wurden. Im ersten Jahr nach der Versetzung in den Topf erfolgte noch ein längeres Treiben im Frühjahr und Sommer ohne deutliche Blattschübe und der Versuch eines Treibens im Oktober. In den darauffolgenden beiden Jahren gab es nur noch 2 durch eine kurze Ruhezeit getrennte Blattschübe, den größten Teil des Jahres (10 Monate) ruhte das Bäumchen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß es bei nicht gewechselter Erde im folgenden Jahre nur noch einmal treibt und sich dann verhält wie ältere Bäume in Java.

Ich hatte keine ganz jungen Exemplare zur Verfügung, um zu prüfen, wie solche, frei ausgepflanzt, sich während unseres Winters verhalten. Indessen halte ich es für wahrscheinlich, daß diese großblätterige Art bei der geringen Lichtmenge nicht vermag zu dieser Zeit neue Blätter zu erzeugen.

Pithecolobium Saman (Fig. 4, S. 774) (Mimosaceae).

Dieser aus Amerika stammende Baum ist in Java vielfach angepflanzt. Volkens (1912, S. 64) hat 4 kräftige Bäume im Garten von Buitenzorg untersucht und vom 14. Januar bis 1. Juli keinerlei Veränderungen bemerkt. Im Juli begann der bis dahin vollbelaubte Baum seine Blätter abzuwerfen. Unter Berücksichtigung der Beobachtungen von Smith hält Volkens es für wahrscheinlich, daß der Baum im Juli kahl wird und sich Anfang August neu belaubt. Diese Art würde danach nur einmal im Jahr während kurzer Zeit treiben. In Ceylon fallen nach Wright (1905, S. 441) die Blätter gewöhnlich im Januar und Februar: die neuen Blätter erscheinen im Februar und März.

Ein Keimling (Aussaat Anfang 1912) wurde am 28. X. 1912 frei ausgepflanzt, er war in vollem Treiben begriffen. Das junge Blatt endigt wie bei anderen Mimosaceen (auch *Albizzia*) in eine nackte Spitze, dem Ende der Spindel. Nachdem es 1—2 cm lang geworden ist, krümmt sich das Blättchen bei weiterem Wachstum etwas S-artig nach unten, biegt sich dann stark konkav, bis es, länger geworden, sich schief aufrecht erhebt und seine Fiederäste entfaltet. Ich habe auch hier die Gesamtlänge des Blattes bestimmt als die Entfernung von der Basis des Blattgelenkes bis zur Spitze der obersten Fiedern. Die Messungen begannen am 1. XI. 1912.

1. XI. 12	bis	17. XI. 12	0,8—15,4 = 14,6 cm;	16 Tg.;	pro Tg.	0,9 cm
13. XI. 12	„	27. XI. 12	1,2—15,1 = 13,9 „ ;	14 „ ;	„ „	1 „
24. XI. 12	„	3. XII. 12	3,4—15,7 = 12,3 „ ;	9 „ ;	„ „	1,2 „
29. XI. 12	„	15. XII. 12	3,6—18,4 = 14,8 „ ;	16 „ ;	„ „	0,9 „
5. XII. 12	„	5. I. 13	1,2—15,1 = 13,9 „ ;	31 „ ;	„ „	0,4 „
28. XII. 12	„	16. I. 13	2—17,8 = 15,8 „ ;	19 „ ;	„ „	0,8 „
8. I. 13	„	9. II. 13	0,7—13 = 12,3 „ ;	32 „ ;	„ „	0,4 „
8. II. 13	„	21. II. 13	3—15,9 = 12,9 „ ;	13 „ ;	„ „	0,9 „
11. II. 13	„	27. II. 13	1,2—16,4 = 15,2 „ ;	16 „ ;	„ „	0,9 „

Die Pflanze war demgemäß den ganzen Winter ununterbrochen gewachsen, wenn auch zu dieser Zeit geringer Lichtmenge der tägliche Zuwachs im Durchschnitt bis auf 0,4 cm sank. Am 28. II. beobachtete ich einen Stillstand von 3—4 Tagen am

Hauptsproß, während ein basaler Seitensproß ungestört weiter wuchs. Am Hauptsproß:

5. III. bis 16. III.	1,3—12,6 = 11,3 cm;	11 Tg.;	pro Tg. 1	cm
12. III. bis 22. III.	5,4—17,6 = 12,2 cm;	10 Tg.;	pro Tg. 1,2	cm

Im Laufe des Aprils entstanden 8 neue Blätter, die auch länger wurden als im Winter; noch deutlicher trat das in den Sommermonaten hervor:

29. IV. 13	bis	17. V. 13	5—23,8	= 18,8 cm;	18 Tg.;	pro Tg. 1	cm
29. IV. 13	„	24. V. 13	1,9—27	= 25,1 „ ;	25 „ ;	„ „ 1	„
10. V. 13	„	28. V. 13	2,8—29,6	= 26,8 „ ;	18 „ ;	„ „ 1,5	„
18. V. 13	„	4. VI. 13	3,7—33,6	= 29,9 „ ;	17 „ ;	„ „ 1,7	„
19. V. 13	„	4. VI. 13	1,8—33,6	= 31,8 „ ;	16 „ ;	„ „ 1,9	„
27. V. 13	„	6. VI. 13	3,9—34,9	= 31 „ ;	10 „ ;	„ „ 3,1	„
27. V. 13	„	18. VI. 13	1,5—31,5	= 30 „ ;	14 „ ;	„ „ 2,1	„
27. V. 13	„	10. VI. 13	0,9—33,4	= 32,5 „ ;	14 „ ;	„ „ 2,3	„
3. VI. 13	„	17. VI. 13	2,7—29,9	= 27,2 „ ;	14 „ ;	„ „ 1,9	„
6. VI. 13	„	21. VI. 13	2,9—26,3	= 23,4 „ ;	15 „ ;	„ „ 1,5	„
9. VI. 13	„	21. VI. 13	2,9—20,8	= 17,9 „ ;	12 „ ;	„ „ 1,5	„
15. VI. 13	„	30. VI. 13	1,5—33,1	= 31,6 „ ;	15 „ ;	„ „ 2,1	„
21. VI. 13	„	2. VII. 13	3,5—33,2	= 29,7 „ ;	11 „ ;	„ „ 2,1	„
24. VI. 13	„	7. VII. 13	3,4—33,9	= 30,5 „ ;	13 „ ;	„ „ 2,3	„
24. VI. 13	„	9. VII. 13	1,1—33,5	= 32,4 „ ;	15 „ ;	„ „ 2,1	„
27. VI. 13	„	15. VII. 13	2—32,1	= 30,1 „ ;	18 „ ;	„ „ 1,7	„
1. VII. 13	„	20. VII. 13	2,2—30,5	= 28,3 „ ;	19 „ ;	„ „ 1,5	„
9. VII. 13	„	29. VII. 13	1,7—33	= 31,3 „ ;	20 „ ;	„ „ 1,5	„

Die Pflanze war für den Platz zu groß geworden, ich mußte sie in einen Topf am 29. VII. 13 setzen.

Vergleicht man das Wachstum im November bis Ende Februar mit demjenigen von Mai bis Juli, so ergibt sich im Zusammenhang mit dem Wechsel der Lichtmenge ein großer Unterschied des Blattwachstums.

Durchschnittslänge	Nov. bis Febr.	15,9 cm;	Min. 13 ;	Max. 18,4
	Mai „ Juli	31,3 „ ;	„ 20,8;	„ 34,9
Durchschnitts-zuwachs pro Tag	Nov. bis Febr.	0,8 „ ;	„ 0,4;	„ 1,2
	Mai „ Juli	1,8 „ ;	„ 1,5;	„ 3,1

Infolge der starken Verletzung der Wurzeln beim Versetzen warf die Pflanze in 2—4 Tagen ihre sämtlichen Blätter ab. Die jüngsten Blätter, anfangs schlaff, wurden vom vierten Tage ab straff und begannen von neuem ihr Wachstum.

Während des Augusts entstanden 9 fertige Blätter und 4 junge, von denen das letzte bis zum 24. IX. ausgewachsen war (Länge = 27,6 cm). Die neu angelegten Blätter (3,7 und 1,6 cm) wuchsen aber bereits seit dem 12. IX. nicht mehr.

Der Hauptsproß ging zur Ruhe über. Dagegen ging das Wachstum an dem basalen Seitensproß weiter:

23. IX. bis 13. X. 2,9—31,5 = 28,6 cm; 21 Tg.; pro Tg. 1,3 cm
23. IX. „ 9. XI. 1,8—19,4 = 17,6 „ ; 47 „ ; „ „ 0,4 „

Das Wachstum verlangsamte sich im Oktober sehr auffällig; am 9. XI. ruhte auch der Seitensproß. Ich schnitt am 18. XI. seine Spitze ab, es bildete sich in einem Monat eine Seitenknospe (deutlich am 13. XII.), deren erstes Blättchen bis zum 11. I. 1914 auf 3,1 cm wuchs, dann abstarb. Das zweite Blättchen verlängerte sich äußerst langsam vom 22. XII. bis 20. II., d. h. in 2 Monaten um 6,9 cm (pro Tag 0,1 cm).

Der Hauptsproß zeigte am 11. II. 1914 nach einer Ruhezeit von 5 Monaten neue Blattbildung, die von nun ab fortdauerte. Messungen wurden nicht weiter ausgeführt. Im März wurden die seit August gebildeten Blätter zum größeren Teil abgeworfen. Ende Oktober 1914 war die Pflanze noch im Wachstum begriffen, da 5 junge Blätter an der Spitze sich befanden. Der Stamm hatte eine Länge von 2,45 m erreicht. Ich schnitt ihn am 28. X. 1914 bis auf einen basalen Teil von 45 cm ab, entfernte die alte Erde und setzte das Wurzelsystem in frische Erde. Auffallend war, daß die bei dieser Spezies vorhandenen N-bindenden Wurzelknöllchen nur in geringer Zahl und ausschließlich in der obersten Erdschicht vorhanden waren. Nahe der Schnittfläche saß ein junger Seitentrieb, der am 6. XI. sein Wachstum wieder aufnahm und von jetzt ab trotz der geringen Lichtmenge im November und Dezember fortwuchs, während im Jahr vorher, 1913/14, die Pflanze in dieser Zeit bereits lange ruhte. Dieses Winterwachstum 1914/15 war genau wie das von 1912/13 durch die starke Nährsalzzufuhr bedingt; durch sie wurde die hemmende Wirkung der geringen Lichtmenge beseitigt.

Pithecolobium Saman zeigt im wesentlichen das gleiche merkwürdige Verhalten wie *Terminalia*. Frei ausgepflanzt wuchs die Pflanze den ganzen Winter wie Sommer ununterbrochen; in einem Topf mit begrenzter Erdmenge mußte sie im folgenden Winter eine lange Ruhezeit durchmachen; im dritten Winter wuchs sie nach Entfernung des Hauptsprosses ununterbrochen an einem

Seitentrieb nach Versetzung in einen Topf mit frischer Erde. Es gelang mir, von der Pflanze Stecklinge zu machen, so daß ich eine Reihe Versuche anstellen konnte, um das Verhältnis der Spezies zur Außenwelt genauer festzustellen.

Stecklingspflanze 1.

Ein Zweig wurde am 9. VII. 13 in Sand gesteckt (Schwitzkasten), am 6. VIII. in Erde, 1. X. in einen kleinen Topf gesetzt. Im November 1913 zeigte die Pflanze kein deutliches Wachstum.



Fig. 4. *Pithecolobium Saman.*

Steckling am 9. VII. 1913 in Sand (Schwitzkasten), 6. VIII. 1913 in einen Topf mit Erde, Gewächshaus Heidelberg; photogr. am 5. IX. 1913.

Die Wurzeln wurden ausgewaschen und am 17. XI. in ein Glas mit 0,1 proz. Knoplösung gebracht. In wenigen Tagen bildeten die alten an ihrer Spitze nicht mehr wachsenden Wurzeln neue weiße. Bis zum 26. XI. zählte ich 18, bis 30. XI. 30 neue Wurzeln. Das Blattwachstum setzte am 24. XI. ein und ging ununterbrochen, wenn auch entsprechend der geringen Lichtmenge sehr langsam vor sich bis 30. XII. An diesem Tage wurde die Pflanze wieder in einen Topf gesetzt; am 4. I. brachte ich sie in den elektrischen Lichtraum (1000-Kerzenlampe

s. Klebs, 1914, S. 7). Das Wachstum hörte trotz der kontinuierlichen Beleuchtung sofort auf, höchstwahrscheinlich, weil die Trockenheit der Luft und die damit verbundene Transpiration zu stark war; die Blätter fielen auch ab. Am 13. I. 14 wurde die Pflanze in das feuchte kühlere Gewächshaus gebracht, wo sie sich wieder erholte und neue Blätter bildete. Ende April 1914 befand sich die Pflanze in lebhaftem Treiben.

Am 27. IV. 14 wurde das Wurzelsystem von der Erde durch Auswaschen befreit und in gewöhnlichen Flußsand (nicht gereinigt) gesetzt. Das Wachstum ging anfangs fort:

27. IV. bis 23. V. 1 —16,4 = 15,4 cm; 26 Tg.; pro Tg. 0,6 cm
18. V. „ 3. VI. 1,6—13,2 = 11,6 „ ; 16 „ ; „ „ 0,7 „
27. V. „ 17. VI. 1,5— 9,2 = 7,7 „ ; 21 „ ; „ „ 0,3 „

Es hatten sich drei Blätter gebildet mit deutlicher Abnahme der Größe, ebenso war der tägliche Zuwachs gesunken, das Wachstum hörte am 17. VI. auf. Das jüngste Blatt 0,7 cm ruhte bereits seit dem 6. VI.

Am 22. VI. wurde der Topf mit der ruhenden Pflanze mit einem halbierten Zinkdeckel bedeckt, durch dessen zentrales Loch der Stengel hervorragte und dann in ein genau passendes Glas mit 0,1 proz. Knoplösung gestellt. Die Salzlösung trat von unten in den Sand hinein.

Nach 48 Stunden am 24. VI. hatte sich das junge Blättchen bereits von 0,7 auf 1 cm verlängert:

24. VI. bis 3. VII. 1,1—11,7 = 10,6 cm; 9 Tg.; pro Tg. 1,2
28. VI. „ 7. VII. 0,9—12,2 = 11,3 „ ; 9 „ ; „ „ 1,25
7. VII. „ 14. VII. 2,5—14,8 = 12,3 „ ; 7 „ ; „ „ 1,7

Die Größe der Blätter wie die Zuwachsgröße nahmen deutlich zu.

Am 17. VII. wurde der Sand durch Wasser abgespült und das Wurzelsystem in ein Glas mit destilliertem Wasser gebracht. Das Wachstum ging zunächst ungestört vor sich, die vorher angelegten zwei Blätter erreichten noch eine Länge von 15,9 und 15,7 cm. Die bei Beginn des Versuchs angelegten Blätter dagegen nahmen sofort in ihrem Wachstum ab:

18. VII. bis 1. VIII. 14 1,4—9 = 7,6 cm; 13 Tg.; pro Tg. 0,6 cm
29. VII. „ 21. VIII. 14 1 —8 = 7 „ ; 23 „ ; „ „ 0,3 „

Am 21. VIII. hörte jedes Wachstum auf; das jüngste Blättchen, 0,7 cm, ruhte bereits seit 13. VIII.

Am 1. IX. wurde das Wasser in dem Gefäß durch 400 ccm stickstofffreie Salzlösung von 0,1 % ersetzt (1 Teil Monokaliumphosphat, 1 Teil Magnesiumsulfat, 4 Teile Chlorkalzium). Das jüngste Blättchen fing in einigen Tagen ganz langsam an sich zu strecken:

5. IX. bis 16. IX. 1,5—7,6 = 6,1 cm: 11 Tg.; pro Tg. 0,5 cm
16. IX. „ 2. X. 1,4—4,4 = 3 „ ; 16 „ ; „ „ 0,2 „

Das dritte Blättchen zeigte seit 29. IX. keine Veränderung. Durch die Nährsalze, wie Kali, Phosphorsäure, Magnesiumsulfat, Kalk, wurde das Wachstum zweifellos angeregt, aber es war von vornherein gering und hörte infolge N-Mangels schon innerhalb vier Wochen auf. Das zweite Blatt, 4,4 cm, hatte überdies keine normale Ausbildung erfahren, da die Fiederblättchen sich nicht völlig entfalteten.

Am 13. X. wurden an Stelle der N-freien Lösung 400 ccm N-haltiger Knoplösung zugesetzt. Sehr langsam fing das Wachstum wieder an:

15. X. bis 28. X. 14 0,9— 6,6 = 5,7 cm; 13 Tg.; pro Tg. 0,4 cm
22. X. „ 3. XI. 14 1,7—14,9 = 13,2 „ ; 12 „ ; „ „ 1,1 „
30. X. „ 8. XI. 14 0,9—12,8 = 11,9 „ ; 9 „ ; „ „ 1,3 „

Das Wachstum hatte demgemäß trotz des Oktoberlichtes eingesetzt und allmählich zugenommen. Am 7. XI. wurde die Pflanze in reinen Sand versetzt. Das Wachstum ging zunächst weiter:

7. XI. bis 24. XI. 5,7—11,4 = 5,7 cm 17 Tg.; pro Tg. 0,3
7. XI. „ 14. XII. 0,8—16 = 15,2 „ 37 „ ; „ „ 0,4

Am 14. XII. 14 hörte jedes weitere Wachstum auf, jedenfalls auch mitbedingt durch die geringe Lichtmenge.

Das Verhalten der Pflanze lehrt unzweideutig, daß durch Minderung oder Steigerung des Nährsalzgehaltes ein periodischer Wechsel von Ruhe und Wachstum hervorgerufen werden kann. An den Wurzeln der Pflanze befanden sich keine N-bindenden Knöllchen, so daß sie ganz auf die Nährsalze angewiesen war.

Stecklingspflanze 2.

Sie war gleichzeitig mit 1 am 9. VII. 13 in Sand gesteckt worden; sie hat viel später (am 18. IX.) Wurzeln gebildet und zeigte an dem Vegetationspunkt bis 29. IX. kein Wachstum. An

diesem Tage wurde der Steckling aus dem Sande herausgenommen und mit seinen jungen Wurzeln in ein Gefäß mit 0,1 proz. Knoplösung gesetzt. Schon in den nächsten Tagen entstanden neue Wurzeln. Das jüngste Blättchen, 0,7 cm, fing am 6. X. an zu wachsen. Am 18. X. wurde die Nährsalzlösung durch frische ersetzt, das Wachstum wurde lebhafter:

6. X. 13	bis	1. XI. 13	0,7—13,4 = 12,7 cm;	26 Tg.;	pro Tg. 0,5 cm
19. X. 13	„	3. XI. 13	0,8—11 = 10,2 „ ;	15 „ ;	„ „ 0,7 „
29. X. 13	„	12. XI. 13	2,1—16,3 = 14,2 „ ;	14 „ ;	„ „ 1 „
31. X. 13	„	18. XI. 13	0,9—13,1 = 12,2 „ ;	18 „ ;	„ „ 0.7 „

Während die Mutterpflanze im Topf zu dieser Zeit am Hauptsproß ruhte (s. S. 00), wuchs der Steckling in der Nährsalzlösung weiter. Er wurde am 18. XI. frei ausgepflanzt.

In den beiden ersten Wochen war das Wachsen der Blätter kaum merklich, während höchstwahrscheinlich die Wurzeln lebhaft wuchsen. Dann begann trotz der geringen Lichtmenge des Dezembers auch das Blattwachstum:

30. XI. 13	bis	12. I. 14	1,8— 8 = 6,2 cm;	43 Tg.;	pro Tg. 0,14 cm
29. XI. 13	„	27. I. 14	0,6—10,1 = 9,5 „ ;	29 „ ;	„ „ 0,3 „
17. I. 14	„	12. II. 14	0,8—15,2 = 14,4 „ ;	26 „ ;	„ „ 0,5 „
29. I. 14	„	17. II. 14	0,7—13,6 = 12,9 „ ;	19 „ ;	„ „ 0,7 „
16. II. 14	„	28. II. 14	1,5—21,1 = 19,6 „ ;	17 „ ;	„ „ 1,2 „
18. II. 14	„	4. III. 14	2,4—19,5 = 17,1 „ ;	14 „ ;	„ „ 1,2 „
27. II. 14	„	16. III. 14	1,3—18,3 = 17 „ ;	17 „ ;	„ „ 1 „
15. III. 14	„	31. III. 14	1,9—21,9 = 20 „ ;	16 „ ;	„ „ 1,3 „

Aus der Tabelle ersieht man, wie die junge Pflanze nach dem Auspflanzen allmählich erstarkte, zur Zeit geringer Lichtmenge im Dezember bis Januar langsam wuchs, dann aber vom Februar ab sich kräftiger entwickelte. Die Pflanze wuchs nun ununterbrochen weiter — ein deutlicher Blattabfall fand nicht statt. Ich gebe noch die Zahlen für die Zeit günstiger Lichtmenge Mai—Juni:

1. V. 14	bis	15. V. 14	2,5—22,7 = 20,2 cm;	14 Tg.;	pro Tg. 1,4 cm
2. V. 14	„	18. V. 14	0,9—25,7 = 24,8 „ ;	16 „ ;	„ „ 1,5 „
10. V. 14	„	20. V. 14	1,7—24,2 = 22,5 „ ;	10 „ ;	„ „ 2,2 „
16. V. 14	„	30. V. 14	3,7—26 = 22,3 „ ;	14 „ ;	„ „ 1,6 „
20. V. 14	„	29. V. 14	3,7—23,7 = 20 „ ;	9 „ ;	„ „ 2,2 „
27. V. 14	„	5. VI. 14	3,4—30,4 = 27 „ ;	9 „ ;	„ „ 3 „
29. V. 14	„	8. VI. 14	1,9—30,3 = 28,4 „ ;	10 „ ;	„ „ 2,8 „

2.VI.14 bis 15.VI.14 2,4—29,4 = 27 cm; 13 Tg.; pro Tg. 1,9 cm
5.VI.14 „ 19.VI.14 2,1—31,8 = 30,7 „ ; 14 „ ; „ „ 2,2 „
9.VI.14 „ 22.VI.14 2,1—33,2 = 31,1 „ ; 11 „ ; „ „ 2,8 „

Vergleich des Blattwachstums im Sommer und Winter:

Durchschnittslänge	Dez. bis März	= 16 cm;	Min. 8 ;	Max. 21,1
	Mai „ Juni	= 27,7 „ ;	„ 22,7;	„ 33,2
Durchschnitts-zuwachs pro Tag	Dez. bis März	= 0,8 „ ;	„ 0,14;	„ 1,3
	Mai „ Juni	= 2,1 „ ;	„ 1,4 ;	„ 3

Die Werte stimmen im wesentlichen überein mit jenen, die an der Mutterpflanze zu den entsprechenden Zeiten erhalten wurden (s. S. 772).

Die ungemein kräftige Pflanze mit 20 frischen Blättern wurde am 22. VI. herausgenommen und in einen kleinen Topf gesetzt, der mit reinem Sande gefüllt war. Der Sand war mit Salzsäure behandelt, dann lange ausgewaschen und schließlich geglüht worden. Das Wurzelsystem war *dicht mit zahlreichen Wurzelknöllchen besetzt.*

Die Pflanze wurde für 8 Tage in den ganz feuchten Schwitzkasten gestellt, so daß das Welken nicht eintrat. Nur zwei der ältesten Blätter warfen ihre Fiedern ab. Anfangs ging das Wachstum fort, das letzte nicht ausgewachsene Blatt, am 22. VI. 16,8 cm lang, streckte sich bis zum 26. VI. auf 22,3 cm. Das jüngere Blatt 3,9 cm wuchs bis zum 26. VI. auf 5,6 cm. Dann *hörte das Wachstum* auf, das jüngste Blatt 1,3 cm veränderte sich nicht. Am 30. VI. wurde der Topf frei in das Gewächshaus gestellt. Die Pflanze zeigte zunächst kein Wachstum. Erst vom 8. VII. bis 16. VII. fand eine ganz geringe Verlängerung des jungen Blattes statt, indem es von 5,6 auf 6,3 cm wuchs; die unteren Fiedern entfalteten sich, die oberen dagegen nicht. Das jüngste Blatt zeigte nichts von Wachstum.

Nach 3 Wochen fingen die unteren bisher grünen Blätter an gelbe Fiedern zu bekommen, die auch abfielen, während die Wurzeln augenscheinlich sehr lebhaft wuchsen, da sie sogar über den Sand nach außen vortraten. Am 19. VII., d. h. 4 Wochen nach dem Versetzen in Sand, begann *ein deutliches Wachstum.* Das jüngere Blatt (s. oben) erlangte nur eine Länge von 10,4 cm, blieb dabei unentfaltet. Dann folgten normal ausgebildete Blätter:

28. VII.14	bis	20. VIII.	1,6—19,8	= 18,2 cm;	23 Tg.;	pro Tg. 0,8 cm
1. VIII.14	„	22. VIII.	1 —23,6	= 22,6 „ ;	21 „ ;	„ „ 1,1 „
13. VIII.14	„	27. VIII.	1,1—22,6	= 21,5 „ ;	14 „ ;	„ „ 1,5 „
17. VIII.14	„	4. IX.	1,5—21	= 19,5 „ ;	18 „ ;	„ „ 1 „
23. VIII.14	„	13. IX.	1,4—19,7	= 18,3 „ ;	21 „ ;	„ „ 0,9 „
29. VIII.14	„	17. IX.	1 —20,9	= 19,8 „ ;	19 „ ;	„ „ 1,0 „
7. IX.14	„	29. X.	1,2—20	= 18,8 „ ;	22 „ ;	„ „ 0,8 „
11. IX.14	„	9. X.	1,1—18,7	= 17,6 „ ;	30 „ ;	„ „ 0,6 „
17. IX.14	„	20. X.	1,1—19,2	= 18,1 „ ;	33 „ ;	„ „ 0,5 „
30. IX.14	„	30. X.	1,1—27,4	= 26,3 „ ;	30 „ ;	„ „ 0,9 „
14. X.14	„	2. XI.	1,2—15	= 13,8 „ ;	21 „ ;	„ „ 0,6 „
25. X.14	„	3. XI.	2,1— 7,2	= 5,1 „ ;	9 „ ;	„ „ 0,5 „

Am 3. XI. hörte jedes Wachstum auf, da auch das jüngste Blättchen, 1,1 cm lang, bereits seit 29. X. ruhte.

Das Verhalten dieses Stecklings erscheint sehr auffällig, wenn man es mit demjenigen von Steckling 1 vergleicht. Bei diesem ging das Wachstum in den ersten 4 Wochen in Sand oder reinem Wasser weiter, bis allmählich Ruhe eintrat. Hier bei Steckling 2 war in den ersten 4 Wochen nach der Versetzung in Sand so gut wie kein Wachstum bemerkbar; gleichzeitig fand ein deutlicher Blattabfall statt. Dann aber begann das Wachstum von neuem, stieg an, nahm langsam ab und erhob sich sogar noch etwas im Oktober, bis es dann schließlich aufhörte. Jedenfalls hat die Pflanze ca. $3^{1}/_{2}$ Monate hindurch im Sande neue Blätter gebildet.

Die Erklärung für dieses relativ langandauernde Wachstum ohne Nährsalzzufuhr ergibt sich in erster Linie aus der Tatsache, daß die Pflanze vor der Versetzung in Sand ungemein kräftig herangewachsen war und im Zusammenhang damit an den Wurzeln zahlreiche N-bindende Knöllchen besaß. Ob die Knöllchen N-Verbindungen stark gespeichert hatten oder ob sie noch fortfuhren, im Sande Stickstoff zu binden, kann ich nicht wissen. Was die übrigen Salze anbetrifft, so könnte man daran denken, daß sie auch bis zu einem gewissen Grade gespeichert worden wären, aber es kann noch dazu kommen, daß kurz vor dem Abfall der älteren Blätter in den ersten 4 Wochen die betreffenden Salze aus ihnen in den Stamm gewandert sind — ein Vorgang, der auch bei unseren Bäumen vor dem Laubabfall stattfindet (Swart, 1914).

Stecklingspflanze 3.

Am 9. VIII. 13 wurde gleichzeitig mit 1 und 2 ein Zweig in Sand gesteckt, am 6. VIII. in einen Topf mit Erde versetzt. Die Pflanze wuchs seit der Zeit fort; das Blattwachstum wurde seit Mitte September gemessen:

17. IX. bis 29. IX. 13	7,7—24,3 = 16,6 cm;	12 Tg.;	pro Tg.	1,3 cm
17. IX. „ 5. X. 13	1,4—19,6 = 18,2 „ ;	18 „ ;	„ „	1 „
21. IX. „ 14. X. 14	1,1—13,4 = 12,3 „ ;	23 „ ;	„ „	0,5 „
2. X. „ 3. X. 13	1,3—13,2 = 11,9 „ ;	32 „ ;	„ „	0,4 „

Auch hier sehen wir wieder die Abnahme des Wachstums im Oktober—November. Seit 3. XI. ruhte die Pflanze, blieb dabei frisch grün. Am 30. XII. schnitt ich die obere Hälfte der Pflanze fort: am 18. I. entwickelte sich ein junger Trieb, der seit Februar lebhafter wuchs, noch stärker im April—Mai.

Am 8. V. 1914 nahm ich die Pflanze aus ihrem Topf; an dem kräftigen Wurzelsystem saßen viele Knöllchen. Die Pflanze wurde in Wasser (Leitung) gesetzt, das täglich eine Zeitlang erneuert wurde, weil die Knöllchen sich zersetzten. Das Wachstum ging in der ersten Zeit fort: ein Blatt verlängerte sich vom 8. V. bis 16. V. von 15,9—19,9 cm. Das junge Blatt, 2,5 cm, streckte sich in den ersten 4 Tagen auf 3,3 cm und veränderte sich nicht mehr; seit 16. V. ruhte die ganze Pflanze. Infolge der Entfernung der Wurzelknöllchen rief der Mangel an Nährsalzen im Medium Ruhe hervor.

Am 23. V. wurde die Pflanze in Erde gesetzt; schon nach 24 Stunden fing das junge Blättchen, das 10 Tage geruht hatte, an zu wachsen. Das Wachstum ging bald lebhaft vor sich.

Die frisch beblätterte Pflanze wurde am 13. VI. halbdunkel gestellt, unter der Tablette des Gewächshauses, an einen Ort, wo *Pothos aurea* noch eben wachsen konnte. In diesem schwächeren Licht ging das Wachstum fort:

14. VI. bis 22. VI.	10,4—23,2 = 12,8 cm;	8 Tg.;	pr. Tg.	1,6 cm
14. VI. „ 26. VI.	2,6—23,7 = 21,1 „ ;	12 „ ;	„ „	1,7 „
28. VI. „ 14. VII.	1,2—17,4 = 16,2 „ ;	16 „ ;	„ „	1 „

Nach 3 Wochen nahm das Wachstum, wie das letzte Blatt zeigt, ab. Am 14. VII. wurde die Pflanze ganz verdunkelt. Das jüngere Blatt 5,6 cm verlängerte sich in den beiden ersten Tagen nur bis 8 cm und wuchs dann nicht mehr. Das jüngste Blatt 0,2 cm veränderte sich überhaupt nicht. Nach 4 Tagen

wurden die Fiederblättchen gelb und fielen ab, nach 7 Tagen stand die Pflanze kahl. Später hell gestellt, erholte sie sich nicht mehr, sondern starb ab.

Stecklingspflanze 4.

Ein im Frühjahr 1914 in Sand gesteckter Trieb wurde am 18. VII. in Erde verpflanzt. Der Steckling bildete im Sommer bis in den Herbst hinein Blätter. Am 6. Oktober setzte ich den Topf in den ungeheizten Glasgang, der zwei Gewächshäuser verband und dessen Temperatur von der Außenwelt abhing. In der Zeit vom 6. X. bis 22. X. war nach den Messungen an einem Maximum-Minimumthermometer

Durchschnittliche	Maximum-Temperatur	19,5°	abs. Max. 23°
	Minimum- „	10,7°	„ Min. 8°

Die maximalen Temperaturen am Tage wären für das Wachstum ausreichend gewesen, aber für den Stillstand waren die Minimumtemperaturen in der Nacht maßgebend. Als ich am 22. X. die Pflanze in das warme Gewächshaus brachte, dessen durchschnittliche Minimumtemperatur 19,5° betrug, verlängerte sich das jüngste Blatt in den ersten 24 Stunden. Das Wachstum ging fort, bis ich den Topf am 31. X. wieder in den Gang stellte, dessen Minimumtemperatur am 1. XI. 12°, am 2. XI. 9° betrug. Dann hörte das Wachstum sofort auf, die Blätter wurden auch etwas welk, am folgenden Tage straff, blieben aber unverändert bis 7. XI., an welchem Tage ich den Topf in das warme Gewächshaus zurückbrachte. Hier trat nach Abfall der Blätter Absterben ein. Wie vorauszusehen war, ist es möglich, durch einfachen Wechsel niederer und höherer Temperatur abwechselnd Ruhe und Wachstum hervorzurufen.

Pithecolobium Saman ist unter den vielen tropischen Baumarten, die ich im Laufe der Jahre geprüft habe, bisher das beste Versuchsobjekt, an dem sich die Abhängigkeit der Periodizität von der Außenwelt nachweisen läßt. Die Versuche mit dieser Art sind auch besonders geeignet, das Verhalten der anderen besprochenen Pflanzen klarzulegen.

In dem feuchtwarmen Klima in Buitenzorg soll *Pithecolobium* nach dem Blattabfall im Juli und August nur einmal im Jahre treiben, auch für Ceylon wird das einmalige Treiben angegeben, nur daß es im Februar—März eintritt (s. S. 771). Wie wenig diese Beobachtungen uns Aufschluß geben über die Potenzen der spezi-

fischen Struktur, zeigen die Untersuchungen in Heidelberg, die sämtlich an einem Individuum und den von ihm herrührenden Stecklingen ausgeführt worden sind, so daß der Einwurf — es handle sich um die Mitwirkung von Rassenunterschieden — nicht gemacht werden kann.

Pithecolobium besitzt zweifellos ebenso wie *Terminalia, Theobroma, Albizzia* u. a. die Potenz, ununterbrochen fortzuwachsen; sie tut es auch in unserem Winter trotz der geringen Lichtmenge, nur daß in dieser Zeit das Wachstum stark verringert ist. Bei der Mutterpflanze betrug im Durchschnitt die Länge der Blätter im Sommer 31,3, im Winter 15,9 cm, also ziemlich das Doppelte, der tägliche Zuwachs im Sommer 1,8, im Winter 0,8 cm, etwas mehr als das Doppelte. Dieses ununterbrochene Wachstum erfolgt aber nur bei reichlicher Nährsalzzufuhr in frei ausgepflanztem Zustand. Ein Steckling verhielt sich unter den gleichen Bedingungen genau ebenso. Die gleiche Pflanze seit Juli in einem Topf mit begrenzter Erdmenge zeigte eine ausgesprochene Periodizität. Der Hauptsproß ruhte im folgenden Winter 5 Monate. Die verminderte Lichtmenge in Verbindung mit der relativ beschränkten Nährsalzaufnahme übte diese Wirkung aus. Aber die gleiche Pflanze wuchs im dritten Winter ihres Heidelberger Lebens ununterbrochen im November und Dezember, nachdem sie am 28. X. 1914 in eine neue Erde versetzt, und der obere Teil des Stammes abgeschnitten worden war.

Man kann aber auch unter sonst sehr günstigen Außenbedingungen des Lichtes, der Temperatur, der Feuchtigkeit einen periodischen Wechsel von Ruhe und Wachstum hervorrufen, wenn man den Nährsalzgehalt des Mediums, in dem die Wurzel lebt, stark einschränkt. Am klarsten treten die Resultate der Versuche hervor bei solchen Pflanzen, die keine N-bindenden Wurzelknöllchen besitzen. Zur Veranschaulichung gebe ich kurz die Daten des einen am längsten durchgeführten Versuches an. Ich nehme als Anfang der Ruhe den Zeitpunkt an, in welchem das letzte wachsende Blatt stillsteht; das jüngste Blatt ruhte immer schon eine Zeitlang früher.

Wachsen seit Januar 1914 bis Ende April in Erde,
    27. IV. Flußsand.
Wachsen bis 17. VI. — Ruhe bis 22. VI.,
    22. VI. Sand mit Nährsalzlösung (Knop 0,1 %).
Wachsen vom 24. VI. bis 17. VII.
    17. VII. destilliertes Wasser,

Wachsen bis 21. VIII. — Ruhe bis 1. IX.

1. IX. Nährsalzlösung 0,1 % ohne N-Verbindungen,

Wachsen bis 29. IX. — Ruhe bis 13. X.

13. X. Nährsalzlösung mit N-Verbindungen,

Wachsen vom 15. X. bis 7. XI.

7. XI. reiner Sand,

Wachsen bis 14. XII. — Ruhe.

Die Wachstumszeiten in nährsalzreichem Medium wie die Ruhezeiten in nährsalzarmem hätten je nach dem Datum des Versuchs kürzer oder länger sein können. Allgemein aber gilt, daß nach dem Versetzen aus nährsalzreichem in ein nährsalzarmes Medium das Wachstum eine Zeitlang noch fortgeht; nach vorhergehender Ernährung in Erde sogar 7 Wochen, nach einer solchen in nährsalzhaltigem Sand 5 Wochen. Andererseits begann nach Versetzung aus nährsalzarmem in ein nährsalzreiches Medium das Wachstum stets nach 24—48 Stunden.

In jenem Falle, wo nach sehr kräftiger vorhergehender Ernährung bei freier Auspflanzung zahlreiche N-bindende Knöllchen an den Wurzeln saßen, konnte das Wachstum in nährsalzarmem Sande nach einer 4 wöchentlichen Ruhepause 3 1/2 Monate andauern.

Allgemeines.

Wenn man die Resultate der Beobachtungen an den fünf untersuchten, unter sich sehr verschiedenartigen Baumarten der Tropen überblickt, so erkennt man, daß die Wachstumsweise ebenso wie irgend ein anderer physiologischer Vorgang oder irgend eine Formbildung mannigfachen Variationen (oder, wie man vielfach sagt, Modifikationen) unterworfen ist. Der Umfang und die Grenze werden bestimmt durch die spezifische Struktur. Sie enthält mit ihren zahlreichen Potenzen den erblichen Faktor, der auch für unsere gewöhnlichen Versuche als konstant vorauszusetzen ist. Die Entscheidung, welche von den Potenzen in einem gegebenen Falle verwirklicht wird, kann, rein theoretisch betrachtet, nicht wieder von der spezifischen Struktur allein abhängen (Klebs, 1903, S. 26). Wenn man diese Überlegungen nicht anerkennt, so beuge man sich vor den Tatsachen. Sie beweisen, daß die verschiedenen Variationen der Wachstumsweise durch verschiedenartige äußere Bedingungen hervorgerufen werden. Bei einer Pflanze wie *Pithecolobium* kann man mit der gleichen Sicherheit Wachstum oder

Ruhe bewirken wie bei einer *Vaucheria* Zoosporenbildung oder geschlechtliche Fortpflanzung oder wie bei einer chemischen Substanz den flüssigen oder festen Zustand.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich die Folgerung, daß das Verhalten einer Pflanzenspezies an einem bestimmten Ort z. B. im Garten von Buitenzorg auch nur der sichtbare Ausdruck der Reaktionen ist, die an der spezifischen Struktur durch den an dem Standort herrschenden Bedingungskomplex hervorgerufen werden. Es gibt nicht eine bestimmte Periodizität, es gibt zahlreiche Formen periodischen und unperiodischen Verhaltens, und das bleibt richtig, auch wenn wir im Augenblick nicht imstande sind, den Bedingungskomplex bis ins einzelne zu analysieren.

Die entscheidende Tatsache, die als Grundlage für jede Theorie der Periodizität dienen muß, liegt in dem Nachweis, daß die Vegetationspunkte der untersuchten tropischen Baumarten die Potenz zu einem unbegrenzten Wachstum besitzen, genau so wie zahlreiche einheimische Baumarten, wie selbst die Buche (Klebs, 1914). Die tropischen Baumarten sind für diesen Nachweis sehr viel geeigneter als die unsrigen. Denn sie vertragen länger und besser eine höhere Temperatur auch bei relativ geringer Lichtmenge im Winter.

Volkens (1903, 1912, S. 49—50) hat zuerst auf das Vorkommen lange Zeit fortwachsender Bäume in den Tropen aufmerksam gemacht, wie *Albizzia moluccana* und *Felicium decipiens*. Berthold (1904, S. 243) hat in Göttingen ein jahrelang fortdauerndes Wachstum bei *Ficus elastica* beobachtet, der in den Tropen längere Zeit ruhen kann.

Ich habe (1911, 1912) auf eine große Anzahl lange fortwachsender tropischer Pflanzen hingewiesen. In dieser Arbeit ist der Nachweis geführt worden, daß Baumarten wie *Terminalia catappa*, *Theobroma cacao*, *Albizzia stipulata*, *Pithecolobium Saman* unter den geeigneten Bedingungen Jahre hindurch ununterbrochen wachsen können.

Jede von diesen wie andere Pflanzen haben aber ebenso die Potenz zu ruhen. Es ist im allgemeinen leichter die Ruhe hervorzurufen als beständiges Wachstum. Wenn daher Simon (1914, S. 150) glaubt besonders betonen zu müssen, daß auch *Albizzia moluccana* in irgend einem älteren Exemplar ruhte, so ist das nichts weniger als überraschend, vielmehr selbstverständlich. Ich wies bereits nach (1911, S. 41), daß *Albizzia moluccana* bei Licht-

mangel zur Ruhe übergeht. Ebenso könnte sie auch durch andere Faktoren, vor allem Nährsalzmangel, dazu veranlaßt werden.

Man könnte einwerfen, daß die Verschiedenheit des Verhaltens mancher Arten in Java, Ceylon, Heidelberg auf spezifischen Differenzen der beobachteten Individuen (Rassen) beruhen. Das könnte der Fall sein bei den von Wright, Volkens, Simon untersuchten Exemplaren. Meine Versuchspflanzen waren zum Teil die gleichen wie in Buitenzorg. Vor allem treten die verschiedenen Formen des Wachsens bei dem gleichen Individuum oder bei Stecklingen der gleichen Pflanze hervor. Auf der andern Seite verhalten sich die verschiedenen Individuen der gleichen Art, z. B. von *Terminalia*, *Theobroma*, *Albizzia* unter wesentlich gleichen Bedingungen auch tatsächlich gleich. Überhaupt sind die Reaktionen, wie sie sich im Wachsen oder Ruhen darbieten, im Prinzip nicht wesentlich verschieden bei den niedrigsten wie höchsten Pflanzen. Die Verschiedenheiten der erblichen Strukturen zeigen sich doch nur darin, daß diese ein verschiedenes Verhältnis zu der Außenwelt besitzen, so daß die gleiche Reaktion bei zwei Pflanzenarten eben durch verschiedenen Einfluß bedingt wird. *Terminalia* kann noch bei einer Lichtintensität andauernd neue Blätter entfalten, bei der *Theobroma* nur kümmerliche Anlagen zu bilden vermag, bei der *Eriodendron* ruhen muß.

Wenn also wirklich zwischen Individuen der gleichen Spezies Unterschiede des Verhaltens existieren, die man selbst als spezifisch bezeichnen müßte, so würde eben doch nur die Relation zu einer bestimmten Außenwelt verschieden sein. Jedes Individuum würde man zum Wachstum oder zur Ruhe bringen können, man müßte nur für jedes die dafür geeigneten Bedingungen herausfinden. Das häufig so verschiedenartige Verhalten einzelner Individuen, worauf alle Tropenforscher seit Schimper hingewiesen haben, ist aber gar kein Beweis für das Vorhandensein spezifischer Differenzen, weil die möglichen oder sogar wahrscheinlichen Differenzen der Bodenfaktoren bisher nicht berücksichtigt worden sind.

Für den Nachweis des fortdauernden Wachstums sind junge Individuen von mir benutzt worden. Wright (1905, S. 512) sowohl wie Volkens (1902) haben beobachtet, daß junge Exemplare sich in bezug auf den Laubabfall verschieden von älteren verhalten. So sind z. B. „junge Exemplare von *Tectona grandis* immergrün, ältere wechseln ihr Laub nach genügender Erstarkung in regelmäßigen Perioden“ (Volkens, l. c., S. 124). Bei *Albizzia moluccana*

soll sich nach Volkens (S. 50) neben der unperiodischen Blattbildung noch eine periodisch sich vollziehende Steigerung der blatterzeugenden Tätigkeit einstellen. Simon (1914, S. 142) schließt sich dieser Meinung an, er erwähnt später die Beobachtungen Hubers (1898), nach denen junge *Hevea*-Bäume in der Jugend häufiger treiben als im Alter, und er kannte auch meine Versuche, in denen sehr junge Bäume in der Jugend beständig trieben, während sie im Alter monatelang ruhten. Wie kommt Simon dazu, diese Zunahme der Ruhezeiten als eine Steigerung der Blattbildung aufzufassen, während sie doch tatsächlich eine Abnahme ist? Die Auffassung von Volkens und Simon bedeutet überhaupt nur den Versuch einer Umschreibung des Problems, sie geht auf die Gründe der Erscheinung nicht ein. Ich habe eine Erklärung dafür gegeben, indem ich darauf hinwies, daß die Wachstumsbedingungen für die älteren Bäume nicht das ganze Jahr optimal sein können (Klebs 1912, S. 275). Die Beobachtungen an einheimischen Holzpflanzen (s. Klebs, 1914, S. 105) stimmen mit den Erfahrungen an Tropenbäumen durchaus überein. Ein junges Exemplar mit einem oder ganz wenigen Vegetationspunkten erhält reichlich Wasser und Nährstoffe aus dem Boden. Die vielen Tausende Knospen eines älteren Baumes, der dabei seit Jahrzehnten an dem gleichen Standort gewachsen ist, womöglich in unmittelbarer Nähe anderer Konkurrenten, erhalten nicht durch das Wurzelsystem und den Stamm fortdauernd die ausreichende Menge von Wasser und Nährsalzen. Man kann diese Auffassung nicht klarer und sicherer beweisen als durch die in dieser Arbeit gegebenen Versuche, in denen die gleiche junge Pflanze in gut gedüngtem Boden beständig fortwuchs, in nährsalzarmem Medium zeitweilig ruhen mußte.

Da das Wachstum von einer ganzen Anzahl Faktoren abhängt, so kann Ruhe unter sehr verschiedenen Umständen eintreten, je nachdem die Quantität eines oder mehrerer Faktoren bis zu einem für jede Spezies verschiedenen Minimum herabsinkt. So bewirkt eine Erniedrigung der Temperatur bei sonst günstigen Bedingungen einen Stillstand des Wachstums, Erhöhung seinen Wiedereintritt (*Pithecolobium*, S. 781); ebenso kann der Wechsel der Feuchtigkeit der Luft die entsprechenden Vorgänge herbeiführen. Bei den Versuchen in Heidelberg habe ich in erster Linie den Einfluß der beiden Hauptfaktoren: Licht und Nährsalze berücksichtigt unter der Voraussetzung, daß Wärme, Feuchtigkeit der Luft, Wassergehalt des Bodens in ausreichendem Maße wirksam waren.

Die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung der Laubtriebe, die Wirkung der Lichtverminderung auf das Absterben von Knospen, das zu einer starken Zweigreduktion führt, ist von Wiesner (1907, S. 145) eingehend untersucht worden. Berthold (1904, S. 244) hat für den besonderen Fall von *Ficus elastica* die Abnahme der C-Assimilation als Grund für den Knospenschluß im November angenommen. In unserem Klima nimmt die Lichtmenge (Intensität und Dauer) in dem letzten Viertel des Jahres sehr stark ab (Wiesner, 1907, S. 21; Klebs, 1914, S. 59), sie erreicht Ende Dezember ihr Minimum. Der Einfluß dieser Lichtverminderung tritt bei den Tropenpflanzen sehr auffällig hervor. Je nach der Spezies kann man folgende Verschiedenheiten des Verhaltens beobachten für den Fall guter Nährsalzversorgung aus dem Boden:

1. Die Pflanze bildet während des ganzen Winters ununterbrochen neue Blätter, die auch zur Entfaltung kommen, nur daß die Größe der Blätter wie auch die Größe des täglichen Zuwachses vermindert ist, so bei *Terminalia* (S. 743), *Albizzia* (S. 762), *Pithecolobium* (S. 772).

2. Die Pflanze bildet ununterbrochen Blätter, aber diese kommen während der Monate November bis Januar nicht zur normalen Entfaltung; *Theobroma cacao*.

3. Die Pflanze kommt während der Monate mit geringer Lichtmenge zur Ruhe.

Zu der letzten Gruppe gehört sehr wahrscheinlich *Sterculia macrophylla*, da die Blattanlagen sich bereits im Oktober nicht mehr entfalten konnten. Aber es fehlt noch der Versuch mit einem frei ausgepflanzten Exemplar. Regelmäßig kamen frei ausgepflanzte Individuen von *Eriodendron anfractuosum* (Klebs, 1912, S. 262) in den Wintermonaten zur Ruhe. (Näheres in einer späteren Arbeit).

Die wachstumshemmende Wirkung einer Lichtverminderung beobachtet man auch im Sommer; am stärksten tritt sie hervor bei völliger Verdunkelung, in der *Albizzia* wie *Pithecolobium* schnell zur Ruhe kommen. Aus den Versuchen mit *Albizzia* (S. 764) folgt, daß das Licht keine so spezifische Wirkung ausübt, wie bei der Buche (Klebs, 1914). Vielmehr ist es höchstwahrscheinlich, daß der Stillstand der C-Assimilation der Grund für den Eintritt der Ruhe ist. *Albizzia* vermag im Dunkeln eine Zeitlang fortzuwachsen, sofern sie vorher gut ernährt war und Reservestoffe in sich aufgespeichert hatte.

Von großem Interesse für das ganze Problem der Periodizität ist die Tatsache, daß das Verhältnis zu der gleichen Lichtmenge sich ändert, wenn die Pflanze sich in einem Topf mit begrenzter Erdmenge befindet. In diesem Falle tritt bei den untersuchten Arten in unserem Winter Ruhe ein, bei *Albizzia stipulata* 3 Wochen, bei *Pithecolobium* 5 Monate, bei *Terminalia* 1½ bis 2½ Monate. Es bildet sich also unter diesen Umständen eine ausgesprochene Periodizität aus: langes Wachsen vom Februar bis in den November, eine Ruhezeit vom November bis Januar.

Bei der Entstehung der Ruheperiode können verminderte Lichtmenge und begrenzte Nährsalzmenge zusammen wirken.

Ein Verständnis für die zunächst sehr auffallende Erscheinung, daß Nährsalzzufuhr die hemmende Wirkung des Lichtes aufheben kann, ist doch möglich, wenn man an das Verhalten der Buche denkt (Klebs, 1914, S. 61 usw.). Denn bei dieser Baumart, die nach schneller Blattentfaltung im April bereits im Mai zur Ruhe übergeht, läßt sich ein lang andauerndes Wachstum erreichen bei kontinuierlicher elektrischer Beleuchtung. Diese wirkt, abgesehen von dem besonderen Lichteinfluß für das Austreiben (vielleicht Bildung der Eiweißstoffe), deshalb, weil die C-Assimilation im Verhältnis zur Atmung (Dissimilation) eingeschränkt ist. Bei reichlicher Zufuhr von Nährsalzen befinden sich diese im Verhältnis zu den Kohlehydraten in der für das Wachstum geeigneten Menge. In der freien Natur ist im Mai und Juni die C-Assimilation sehr intensiv, die Kohlehydrate befinden sich in einem Überschuß gegenüber der durch die Wurzel aufnehmbaren Nährsalzmenge, und die Folge davon ist die Bildung der Ruheknospen.

Bei den tropischen Pflanzen im Heidelberger Gewächshaus haben wir den gleichen Vorgang wie im elektrischen Lichtraume bei der Buche. Die Lichtmenge der Wintermonate genügt gerade, um bei reichlicher Nährsalzmenge das geeignete Konzentrationsverhältnis von dieser und der C-Assimilation herbeizuführen. Ist aber die Nährsalzmenge selbst gering, so kann dieses Verhältnis auch bei verminderter Assimilation nicht erreicht werden — die Pflanze ruht.

Man wird jetzt die Frage aufwerfen, ob nicht in den Tropen, z. B. in Buitenzorg, zu gewissen Zeiten auch die C-Assimilation mancher Baumarten zu intensiv werden kann, so daß diese wie unsere Buchen deshalb eine Zeitlang ruhen müssen.

Aus meinen Untersuchungen in Heidelberg läßt sich bisher keine sichere Antwort auf diese Frage gewinnen. Hier müßten wohl Versuche in den Tropen gemacht werden.

Aber auch unter völlig ausreichenden Lichtverhältnissen kann Ruhe eintreten, wenn die Nährsalzmenge des Bodens zu gering wird. Bei dem Topfexemplar von *Terminalia* trat 2mal im Jahre eine kurze Ruhepause des Hauptsprosses ein, während die Seitensprosse weiter wuchsen. Das läßt sich durch die Annahme verstehen, daß infolge vorhergehenden lebhaften Wachstums eine gewisse Erschöpfung an Nährsalzen eingetreten ist, bis wieder langsam der Zufluß aus dem Boden soweit steigt, um erneutes Wachstum zu erregen. Dabei spielt auch der Konkurrenzkampf der Haupt- und Seitensprosse eine Rolle. Gerade bei den letzteren zeigte sich ein periodischer Wechsel von Wachstum und Ruhe (s. S. 747), der eine Folge der begrenzten Nährsalzmenge war, da diese nicht für das gleichzeitige Wachsen aller Vegetationspunkte genügte: Aus diesem Verhältnis der Pflanze zu der relativ kleinen Erdmenge im Topf ergab sich auch die interessante Tatsache, daß *Sterculia macrophylla*, je länger sie im gleichen Topf blieb, um so kürzere Wachstums- resp. um so längere Ruhezeiten aufwies (S. 770).

Mangel an Nährsalzen hatte Berthold (1904, S. 242) als möglichen Grund für den Eintritt der Ruhe bei Winterknospen einheimischer Bäume angegeben. In seinen wichtigen Untersuchungen über das Wachstum tropischer Pflanzen hat Smith (1909, S. 288) darauf hingewiesen, daß in Ceylon das häufigere Treiben der Baumarten während der Trockenzeit auf der stärkeren Zufuhr von Nährsalzen infolge gesteigerter Transpiration beruht. Andererseits führt Smith die in der Regenzeit bemerkbare Abnahme der Blattproduktion bei der Teepflanze auf den Mangel an Nährsalzen infolge zu geringer Transpiration zurück. Wie es sich auch damit in Wirklichkeit verhalte, meine Versuche an tropischen Pflanzen in Buitenzorg und Heidelberg lehrten den entscheidenden Einfluß des Bodens auf die Periodizität; ich legte daher dem Nährsalzgehalt des Bodens große Bedeutung bei.

Es ist etwas verwunderlich, daß diese Auffassung eine solche schroffe Ablehnung durch Jost (1912) erfahren hat und daß auch neuerdings Simon genau den Pfaden von Jost folgt. Es erweckt den Anschein, als wenn diese Physiologen nie wirklich Pflanzen kultiviert hätten. Jeder praktische Landwirt oder Gärtner weiß,

was für einen außerordentlichen Einfluß die Menge der Nährsalze auf die Wachstumsgeschwindigkeit wie auf die Zuwachsgröße ausübt. Seit Liebig weiß man, daß, wenn nur ein Nährsalz sich in einem Minimum befindet, das Wachstum aufhören muß. Daraus folgt notwendig, daß auch die Wachstumsdauer von den Nährsalzen abhängen muß. Die Versuche bestätigen doch nur das, was man theoretisch hätte voraussagen können.

Um die Bedeutung der Nährsalze in den Versuchen von mir und Lakon (1912) noch stärker herabzudrücken, bezeichnet Jost sie als bloße „Reize“ und setzt sie direkt in eine Reihe mit den narkotisierenden Substanzen, wie Äther und Chloroform. Simon (1914, S. 170) stimmt wieder ohne jedes Bedenken der Ansicht von Jost zu. Diese bedeutet doch sicher keine Aufklärung, sondern nur eine Verwirrung der Sachlage. Der Äther ist eine Substanz, die nichts mit dem Wachstum als solchem zu tun hat, er wirkt bei der Verkürzung der Ruheperiode mit, vielleicht durch irgendwelchen indirekten Einfluß, z. B. auf die Mobilisierung der aufgespeicherten Stoffe. Dagegen bei der Wirkung der Nährsalze handelt es sich um die quantitative Steigerung eines schon vorher vorhandenen und absolut notwendigen Wachstumfaktors. Man kann schließlich diese Wirkung der Nährsalze als Reiz bezeichnen — aber einmal wird an ihrer Bedeutung nicht das Mindeste geändert, und zweitens ist diese Bezeichnung nur irreführend, weil das Wesen der Sache — eben die quantitative Steigerung — dadurch nicht klar ausgedrückt ist.

Simon (1914, S. 179) hat noch einen anderen Einwand mir gegenüber erhoben. Ramann und Bauer (1912, S. 67) wiesen nach, daß verschiedene Baumarten, wie Ahorn, Rot-, Weißtanne usw., die einzelnen Nährsalze dem Boden zu ungleichen Zeiten und in wechselnder Menge entziehen. Diese verschiedene Nährsalzaufnahme soll durch „innere Faktoren“ allein (?) bewirkt werden. Daraus schließt Simon, daß die Pflanze nicht die Fähigkeit besitze, dem Boden dauernd Nährstoffe in größerer Menge zu entnehmen. Nun beweisen die Beobachtungen an den von mir untersuchten Tropenbäumen, daß diese tatsächlich das Vermögen besitzen, die für dauerndes Wachstum ausreichende Nährsalzmenge aufzunehmen, sofern diese ihnen geboten ist. Denn sonst könnten sie doch unmöglich fortwachsen. Es ist also nicht einzusehen, was die Beobachtungen von Ramann und Bauer gegenüber den festgestellten Tatsachen beweisen sollen.

Schon wiederholt habe ich (Klebs, 1911, S. 53, 1902, S. 275) hervorgehoben, daß die Bodenfrage sehr verwickelter Natur ist. Ich sagte: „Es kommt nicht bloß auf die Menge der einzelnen Nährsalze an, sondern auch auf das Verhältnis ihrer Mengen, auf den Einfluß der physikalischen Struktur des Bodens, ferner auf Bakterien und Pilze, die Verwesung und Zersetzung bewirken, auf die Ausscheidungsprodukte der Wurzeln und auch auf die gegenseitige Einwirkung der nebeneinander wachsenden Pflanzen." Auch in einem Topf mit begrenzter Erdmenge müssen bei längerer Wachstumszeit einer Pflanze alle möglichen Änderungen des Bodens eintreten, Dinge, die wir heute noch nicht übersehen können. Es wäre denkbar, daß auch bei an und für sich gut ausreichender Nährsalzmenge solche Änderungen das Wachstum zeitweilig hemmen können, vor allem dann, wenn das Wurzelsystem in seiner Aufnahmefähigkeit irgendwie beschränkt wird. Sowie durch einen Faktor die Bildung der jungen Wurzeln verlangsamt oder ganz behindert ist, muß die Aufnahme der Nährsalze zurückgehen; sie kann soweit eingeschränkt werden, daß Ruhe eintritt. Ich führte das kümmerliche Wachstum junger *Tectona*-Pflanzen in meinem Gewächshaus während des Winters auf zu große Nässe des Bodens zurück (1912, S. 277). Es ist sehr möglich, daß das eigentümliche Verhalten unserer einheimischen Bäume im Berggarten von Tjibodas (Java) auf den gleichen Grund zurückzuführen ist (Klebs, 1911, S. 53).

Aber unter allen mannigfaltigen Faktoren des Bodens ist eben doch die Menge der Nährsalze weitaus am entscheidendsten. Es handelt sich gar nicht mehr um eine Hypothese, die man, wie Simon es noch tut, beliebig verwerfen kann, sondern um sichere Tatsachen, die man anerkennen muß. Die Versuche mit *Pithecolobium* zeigen einwandfrei (s. S. 782), daß durch Entziehung der Nährstoffe allmählich Ruhe, durch Hinzufügung schnell wieder Wachstum hervorgerufen wird. Man kann auf diesem Wege an der gleichen Pflanze den periodischen Wechsel von Ruhe und Wachstum mehrere Male hervorrufen.

Die vielen Fragen, die sich an den Einfluß der Nährsalze knüpfen, können vorläufig noch nicht beantwortet werden, da sie kaum in Angriff genommen worden sind; meine eigenen Untersuchungen werden fortgesetzt. Wir beginnen eben erst das Problem der Periodizität physiologisch zu bearbeiten, nachdem der Nachweis ihrer Abhängigkeit von der Außenwelt sicher geliefert worden ist. Die weiteren Untersuchungen werden auch mit darüber entscheiden,

in welchem Grade es möglich sein wird, die äußeren Bedingungen genau zu erkennen, die eine bestimmte tropische Baumart zwingen, in ihrer Heimat, z. B. in Java, zeitweilig zur Ruhe überzugehen. Vorläufig muß man sich mit gewissen Andeutungen begnügen, wie ich sie früher und hier gegeben habe. Die in den Tropen arbeitenden Forscher finden darin vielleicht die Anregung, den Problemen dort in bestimmter Richtung nachzugehen.

Literatur.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Leipzig, II, 1904.

Drude, O., Die Ökologie der Pflanzen. Braunschweig 1913.

Haberlandt, S., Botanische Tropenreise. Leipzig 1893.

Huber, J., Beitrag zur Kenntnis der periodischen Wachstumserscheinungen bei *Hevea brasiliensis*. Bot. Centralbl. 1898.

Jost, L., Besprechung der Arbeit von Klebs: Rhythmik etc. Zeitschr. f. Bot., III, 1912, S. 643.

Klebs, G., Willkürliche Entwicklungs-Änderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

— —, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Heidelberg Akad. 1911.

— —, Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Centralbl., 1912.

— —, Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Heidelberg. Akad., 1913.

— —, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Heidelberg. Akad. Abh. 1914.

Koorders, S. H. und Valeton, Bidrag tot de Kennis der boomsorten op Java. Pars I—XII, 1894—1910.

Lakon, G., Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Zeitschr. f. Bot., 1912.

Magnus, W., Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buchen. Biol. Centralbl., 1913.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, Leipzig 1904.

Ramann, E. und Bauer, H., Trockensubstanz, Stickstoff und Mineralstoffe von Baumarten während einer Vegetationsperiode. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 50, 1912.

Schimper, F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.

Simon, S. V., Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54, 1914.

Smith, A. U., On the Internal Temperature of Leaves etc. Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya, IV, 1909.

Swart, Vic., Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Inaug.-Diss. Jena 1914.

Volkens, G., Der Laubwechsel tropischer Bäume. Ver. f. Beförd. Gartenbau 1903.

— —, Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin 1912.

Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

Wright, H., Foliar Periodicity of Endemic and Indigenous Trees in Ceylon. Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya, II, 1905.

Verzeichnis der Druckschriften von W. Pfeffer.
1865 bis März 1915.

1865.

1. Über einige Derivate des Glyzerins und dessen Überführung in Allylen.
   Inaugural-Dissertation, Göttingen, 8⁰; 30 Seiten.

1867—68.

2. Aus der Mooswelt der Alpen.
   Jahrb. Schweizer Alpenklub IV, S. 454—477.

1868.

3. Bryologische Reisebilder aus dem Adula.
   Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft, Graubündens Neue Folge, XIII, S. 44—82.
4. *Didymodon Theobaldii*, eine neue Moosart.
   Ebenda XIII, S. 83—88, Tafel I—II.
5. Zwei Mißbildungen von Laubmoosfrüchten.
   Ebenda XIII, S. 150—157, Tafel II.

1869.

6. Über Bildung von Korolle und Androeceum der Primulaceen.
   Sitzungsber. der Naturforschenden Freunde, Berlin, 21. Dez.; Bot. Zeitung, XXVIII, 1870, S. 143.
7. Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen.
   Als Sonderabdruck herausgegeben 1869; dann in Bd. XXIV der Neuen Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, Zürich 1871, 4⁰, 142 Seiten.

1871.

8. Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen.
   Arbeiten des botanischen Institutes in Würzburg, herausgegeben von J. Sachs, Bd. I, Heft 1, S. 1—76, 3 Holzschnitte; separat als Habilitationsschrift zur Erlangung der venia docendi bei der Philosophischen Fakultät Marburg, März 1871.
9. Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen.
   Arbeiten des botanischen Institutes in Würzburg, Bd. I, Heft 1, S. 77—98, 1 Holzschnitt.
10. Zur Frage über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Kohlensäurezersetzung.
    Bot. Zeitung, XXIX, S. 319—323.
11. Entwickelung des Keimes der Gattung *Selaginella*.
    Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, herausgegeben von J. Hanstein, Bonn, Bd. I, Heft 4, 80 Seiten, Tafel I—VI.
12. Über geformte Eiweißkörper und die Wanderung der Eiweißstoffe beim Keimen der Samen.
    Aus den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaft zu Marburg, Nr. 9, Dez. Bot. Zeitung, XXX, S. 276—279, 299—302.

1872.

13. Über die Wirkung der Spektralfarben auf die Kohlensäure-Zersetzung in Pflanzen.
    Aus den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaft zu Marburg, Nr. 4, S. 65; ferner Annalen der Physik und Chemie, 1873, Bd. 148, S. 86—99.
14. Die Wirkung der Spektralfarben auf die Kohlensäure-Zersetzung in Pflanzen.
    Bot. Zeitung, XXX, S. 425—439, 449—462, 465—472.
15. Bemerkungen zu A. Schmidt Mitteilungen über die Mittellinie der Naviculeen.
    Tageblatt der 45. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Leipzig; Bot. Zeitung, XXX, S. 743.

16. Über das Öffnen und Schließen der Blüten.
Verhandlungen der botanischen Sektion bei der 45. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Leipzig; Bot. Zeitung, XXX, S. 733.

17. Über Wasserbewegung im Anschluß an einen Vortrag von Sorauer.
Verhandlungen der 45. Versammlung deutscher Naturforscher zu Leipzig; Bot. Zeitung, XXX, S. 749.

18. Untersuchungen über Reizbewegung.
Aus den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaft zu Marburg, Nr. 9, Oktober, S. 129; Bot. Zeitung, XXX, S. 877—882.

19. Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. VIII, S. 194 bis 214, Tafel XIX—XXII.

20. Untersuchungen über die Proteïnkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. VIII, S. 429 bis 571, Tafel XXXVI—XXXVIII.

1873.

21. Über Öffnen und Schließen der Blüten.
Aus den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaft, Marburg, Nr. 1, Februar, S. 1; Bot. Zeitung, XXXI, S. 239—240, 247—250.

22. Physiologische Untersuchungen.
1. Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen. 2. Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten. Leipzig. 8⁰, 216 Seiten, 1 Tafel.

23. Über die Beziehung des Lichtes zur Rückbildung von Eiweißstoffen aus dem beim Keimen gebildeten Asparagin.
Tageblatt der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden; Bot. Zeitung, XXXII, S. 235.

24. Über die Beziehung des Lichtes zur Regeneration von Eiweißstoffen aus dem beim Keimungsprozeß gebildeten Asparagin.
Monatsberichte der Akademie Berlin, S. 780.

1873—74.

25. Über Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica.*
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. IX, S. 308—326.

1874.

26. Die Ölkörper der Lebermoose.
Flora, Bd. XXXII, S. 2—25, Tafel I.

27. Über periodische Bewegungen der Blätter.
Aus den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde, Bonn, 9. Februar.

28. Hesperidin, ein Bestandteil einiger Hesperideen.
Bot. Zeitung, XXXII, S. 529.

29. Die Produktion organischer Substanz in der Pflanze.
Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. III, S. 1—16.

30. Die Bildung stickstoffhaltiger Substanz in der Pflanze.
Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. III, S. 437—448.

1875.

31. Heckels Ansichten über den Mechanismus der Reizbewegungen.
Bot. Zeitung, XXXIII, S. 289—291.

32. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane.
Leipzig, 8⁰, 176 Seiten.

33. Über die Bildung des Primordialschlauches.
Aus den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- u. Heilkunde, Bonn, 5. Juli 1875; Bot. Zeitung, XXXIII, S. 660.

34. Über das Zustandekommen eines hohen osmotischen Druckes in Pflanzenzellen durch endosmotische Wirkung.
Aus den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- u. Heilkunde, Bonn, 2. August 1875; Bot. Zeitung XXXIV, S. 74.

35. Über die Entstehung hoher hydrostatischer Druckkräfte in Pflanzenzellen.
Verhandlungen der Naturforscher-Versammlung zu Graz 1875; Bot. Zeitung, XXXIII, S. 733.

1876.

36. Besprechung von E. Heckel: Du mouvement végétal, Paris 1875.
Bot. Zeitung, XXXIV, S. 9.

37. Die Wanderung der organischen Baustoffe in der Pflanze.
Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. V, S. 87—130.

1877.

38. Osmotische Untersuchungen. Studien zur Zellmechanik. Leipzig, 8°, 236 Seiten, 5 Holzschnitte.

39. Über fleischfressende Pflanzen und über die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe überhaupt.
Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. VI, S. 969—998.

1878.

40. Das Wesen und die Bedeutung der Atmung in der Pflanze.
Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. VII, S. 805—834.

1881.

41. Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze. 2 Bände.
I. Bd. Stoffwechsel.
II. Bd. Kraftwechsel.
Leipzig, 8°, I, 383 Seiten, 39 Holzschnitte; II, 474 Seiten, 43 Holzschnitte.

1883.

42. Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. I, S. 524—533.

1884.

43. Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize.
Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, herausgegeben von W. Pfeffer, Leipzig, Bd. I, Heft 3, S. 363—482.

1885.

44. Zur Kenntnis der Kontaktreize.
Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Leipzig, Bd. I, Heft 4, S. 483—525, 1 Holzschnitt.

45. Über intramolekulare Atmung unter Zugrundelegung der von W. P. Wilson ausgeführten Versuche.
Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Leipzig, Bd. I, Heft 4, S. 636—685.

1886.

46. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen.
Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Leipzig, Bd. II, Heft 2, S. 179—331, Tafel II.

47. Kritische Besprechung von de Vries: Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen nebst vorläufigen Mitteilungen über Stoffaufnahme.
Bot. Zeitung, XLIV, S. 114—125.

48. Über Stoffaufnahme in die lebende Zelle.
Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Berlin und Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. IV, S. 30.

1887.

49. Bezugsquelle und Preis einiger Apparate.
Bot. Zeitung, XLV, S. 27—31.

1888.

50. Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen.
Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Leipzig, Bd. II, Heft 3, S. 582—661.

51. Über Anlockung von Bakterien und einigen anderen Organismen durch chemische Reize.
Humboldt, Bd. VII, Heft 6.

1889.

52. Loew und Bokorny's Silberreduktion in Pflanzenzellen.
Flora, Bd. XLVII, S. 46—54.

53. Über Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. VII, S. 82.

54. Beiträge zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XV, Nr. 5, 375 Seiten.

55. Über die im botanischen Institut angestellten Untersuchungen des Herrn P. Eschenhagen betreffend den Einfluß der Konzentration des Nährmediums auf das Wachstum der Schimmelpilze.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLI, 21. Okt., S. 343—346.

1890.

56. Ein neuer heizbarer Objekttisch, nebst Bemerkungen über einige Heizeinrichtungen.
Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und für mikroskopische Technik, Bd. VII, S. 1—17, 5 Holzschnitte.

57. Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XVI, Nr. 2, 149 Seiten.

58. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bewegungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XVI, Nr. 2, 185 Seiten.

1891.

59. Über die von Herrn Dr. Wehmer im botanischen Institut ausgeführten Untersuchungen, betreffend: Die Bildungsbedingungen der Oxalsäure in Pilzen.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLIII, 2. Febr., S. 24—27.

60. Über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Nach Untersuchungen von R. Heglers.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLIII, 7. Dezember, S. 638—643.

1892.

61. Studien zur Energetik der Pflanze.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XVIII, Nr. 3, 276 Seiten.

62. Über Anwendung des Gipsverbandes für pflanzenphysiologische Studien.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLIV, 5. Dezember, S. 538—542.

1893.

63. Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XX, Nr. 3, 474 Seiten, 14 Holzschnitte.

64. Über Untersuchungen des Herrn Dr. Miyoshi aus Tokio, betreffend die chemotropischen Bewegungen von Pilzfäden.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLV, 6. März, S. 319—324.

65. Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen, auf Grund der von Herrn Barthold Hansteen im botanischen Institut ausgeführten Untersuchungen.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLV, 8. Juli, S. 421—428.

66. Die Reizbarkeit der Pflanzen.
Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, Leipzig, allgemeiner Teil, S. 1—31.

67. L'irritabilité chez les plantes.
Revue scientifique, Paris, LII, S. 737—744.

68. De l'irritabilité chez les plantes.
Archives des Sciences physiques et naturelles Genève, III. Période, t. XXX, S. 1—25.

69. Herausgabe von J. G. Koelreuter: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen nebst Biographie und Würdigung der Verdienste des Verfassers.
Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Leipzig, Nr. 41.

1894.

70. Über Arbeitsleistungen der Pflanzen.
Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 65. Versammlung, 1893. II, 1, Leipzig, S. 145.

71. Über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze nach den von Dr. Czapek im Leipziger Institute angestellten Untersuchungen.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVI, 2. Juli, S. 168—172.

72. Geotropic Sensitiveness of the Root-tip.
Annals of Botany, London, vol. VIII, S. 317—320.

1895.

73. Ein Zimmer mit konstanten Temperaturen.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. XIII, S. 49—57, 1 Holzschnitt.

74. Berichtigung über die korrelative Beschleunigung des Wachstums in der Wurzelspitze.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Leipzig, Bd. XXVII, S. 481—483.

75. Über Elektion organischer Nährstoffe.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Leipzig, Bd. XXVIII, S. 205—268.

76. Über ein Zimmer mit konstanten Temperaturen.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVII, S. 52.

77. Über elektiven Stoffwechsel.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVII, S. 324.

1896.

78. Einleitende Betrachtungen zu einer Physiologie des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze.
Akademische Dissertation Lipsiae, 49 Seiten.

79. Über die vorübergehende Aufhebung der Assimilationsfähigkeit in Chlorophyllkörpern auf Grund der im botanischen Institut von Herrn Ewart ausgeführten Untersuchungen.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVIII, 1. Juni, S. 311—314.

80. Über die lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen Bakterien, welche von Herrn Ewart untersucht wurde.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVIII, 27. Juli, S. 379—383.

81. Über die Steigerung der Atmung und der Wärmeproduktion nach Verletzung lebenstätiger Pflanzen; traumatische Reaktionen, welche von Herrn Dr. H. M. Richards näher studiert wurden.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVIII, 27. Juli, S. 384—389.

82. Über die im botanischen Institut ausgeführten Untersuchungen des Herrn Townsend über den Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVIII, 7. Dezember, S. 505—512.

83. Über regulatorische Bildung von Diastase auf Grund der von Herrn Dr. Katz im botanischen Institut ausgeführten Untersuchungen.
Berichte der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathemat.-physische Klasse, Leipzig, Bd. XLVIII, 7. Dezember, S. 513—518.

1897.

84. Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze.
2. völlig umgearbeitete Auflage, I. Bd., Stoffwechsel, Leipzig, 8⁰, 620 Seiten, 70 Holzschnitte.

1898.

85. The Nature and Significance of functional Metabolism in the plant.
Proceedings of the Royal Society, London, LXIII, Cronian Lecture, S. 93—101.

1899.

86. Über die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose nach Untersuchungen des Herrn Al. Nathansohn.
Berichte der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. Leipzig, 3. Juli, Bd. LI, S. 4—12.

1900.

87. Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen.
Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Leipzig, Bd. XXXV, S. 711—745, 7 Textfiguren.

1900—1906.

88. The Physiology of Plants translated by Ewart.
Oxford, Bd. I, 1900; Bd. II, 1903—1906.

1901—1904.

89. Pflanzenphysiologie. II. Band, Kraftwechsel.
(Vergleich I. Bd., 1897), erste Hälfte des II. Bandes (1901), zweite Hälfte 1904, Leipzig, 8⁰, 986 Seiten, 91 Textfiguren.

1905—1912.

90. Physiologie végétale.
Etude des échanges de substance et d'énergie dans la plante; traduit par J. Friedel, Paris, T. I, 1905, II 1, 1908, II 2, 1912.

1907.

91. Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XXX, Nr. 3, 259 Seiten.

92. Über die Ursache der Schlafbewegung.
Naturwissenschaftliche Rundschau, Bd. XXII, S. 618.

93. Über die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen.
Tageblatt der Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 79. Versammlung, Dresden, Teil II, 1 S. 219.

1908.

94. Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen.
Biologisches Centralblatt, Leipzig, Bd. XXVIII, S. 389—415.

1909.

95. Die botanischen Institute.
Festschrift zum 500jährigen Jubiläum, Leipzig, 8°, 8 Seiten, 3 Pläne, 1 Tafel.

1911.

96. Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegung.
Abhandlungen der mathemat.-physischen Klasse der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. XXXII, Nr. 3, S. 163—295, 31 Textfiguren.

Die Schüler Pfeffers

und ihre in den Botanischen Instituten zu Tübingen und Leipzig unter seiner Leitung ausgeführten oder auf seine Anregung begonnenen Arbeiten.

Åkermann, Åke (Lund), 1914 15[1]).

****Ambronn, H.**, Kustos am Herbarium bis 1887, a.o. Professor 1889—99.

***Andrews, Frank Marion** (Vienna U.S.A.), 1900/01 und 1901—02.

Über die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1903 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVIII, (1903), S. 1.

***Artari, Alexander** (Moskau), 1899.

Bachmann, Fritz (Plauen i. V.), 1908—11.

Beitrag zur Kenntnis obligat anaerober Bakterien. — Dissert. Leipzig 1912 — Centralblatt f. Bakteriol. Abt. II, Bd. 36, S. 1.

---

1) Die Jahreszahlen hinter den Namen beziehen sich auf die Tätigkeit im Leipziger Botanischen Institute. Dabei bedeuten zwei durch Schrägstrich verbundene Zahlen, z. B. 1901/02 ein Semester (das betr. Winter-Sem.). Durch geraden Strich verbundene Zahlen entsprechen mehreren Semestern. Bei den Schülern aus der Tübinger Zeit steht, da sich der genaue Zeitraum ihrer Tätigkeit nicht mehr ermitteln ließ, nur das Wort Tübingen. In die Liste sind außer den Schülern im engeren Sinne auch alle Dozenten, Kustoden und Assistenten aufgenommen worden, die an den von Pfeffer geleiteten Instituten tätig waren. Die Namen der Herren, die als Professoren oder Dozenten an einer reichsdeutschen Hochschule wirken oder gewirkt haben, sind mit zwei Sternchen **, die der an ausländischen Hochschulen tätigen Herren mit einem Sternchen * versehen.

*__Ball, Oscar Melville__ (Miami U.S.A.), 1901—03.

Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. — Dissert. Leipzig 1904 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIX, (1904), S. 305.

Bäßler, Friedrich (Leipzig), 1906—08.

Über den Einfluß des Dekapitierens auf die Richtung der Blätter an orthotropen Sprossen. — Dissert. Leipzig 1909. — Botan. Zeitung Bd. 67 (1909).

Barladean, Alexis (Bessarabien), 1910—12.

Bartetzko, Hugo (Königshütte), 1906—08.

Untersuchungen über das Erfrieren von Schimmelpilzen. — Dissert. Leipzig 1909 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVII, (1910), S. 57.

Barth, Richard (Leipzig), 1893—94.

Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. — Dissert. Leipzig 1894.

**__Benecke, Wilhelm__ (Straßburg), Assistent 1892—93.

Ein Beitrag zur mineralischen Nahrung der Pflanzen. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 12, (1894), S. (105).

Die zur Ernährung der Schimmelpilze notwendigen Metalle. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVIII, (1895), p. 487.

Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Konjugatenfäden in die einzelnen Zellen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXII, (1898), S. 453.

Berthold, Erich (Bodenbach) 1912—15.

Beyse, H. (Aschersleben), 1890.

Bitter, Georg (Bremen), 1898.

Blochwitz, Adalbert (Dresden), 1901.

Boysen-Jensen, P. (Kopenhagen), 1908.

La transmission de l'irritation phototropique dans l'Avena. Acad. roy. de Danemark Bull. 1911.

Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXXI, (1913), S. 559.

Brenner, Widar (Helsingfors), 1913—14.

****Bruck, Werner Friedrich** (Breslau), 1901—03.

Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzel. — Dissert. Leipzig 1904 — Zeitschr. f. allg. Physiologie 1904.

Brunchorst, J. (Bergen, Norwegen), Tübingen, zeitweise Assistent.

Über Wurzelanschwellungen von Alnus und den Elaeagnaceen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen. Bd. II, (1886), S. 151.

Brunn, Julius (Altona), 1904—06.

Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. — Dissert. Leipzig 1908 — Beitr. zur Biologie d. Pflanzen Bd. 9 (1908).

Bruns, E., Assistent 1894—95.

Bücher, Hermann (Kirberg), 1903—05.

Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. — Dissert. Leipzig 1906 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIII, (1906), S. 271.

Büchner, Emil (Leipzig), 1898—1900.

Zuwachsgrößen und Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1901.

****Buder, Johannes** (Berlin), Assistent seit 1910, Privatdozent seit 1911.

***Buller, Reginald** (Birmingham), 1897—98.

Die Wirkung von Bakterien auf tote Zellen. — Dissert. Leipzig 1899.

Burgeff, Hans (Geisenheim), 1909/10.

Burkhardt, Walter (Neugersdorf), 1908—11.

Die Lebensdauer der Pflanzenhaare, ein Beitrag zur Biologie dieser Organe. — Dissert. Leipzig 1912.

***Butkewitsch, W.** (Tula, Rußland), 1900—01.

Umwandlung der Eiweißstoffe durch die niederen Pilze im Zusammenhange mit einigen Bedingungen ihrer Ent-

wicklung. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVIII, (1903), S. 147.

*__Campbell, Douglas H.__ (U.S.A.), Tübingen.

The staining of living Nuclei. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II, (1888), S. 569.

*__Čelakovský, Ladislav__ (Prag), 1890.

Über die Aufnahme lebender und toter verdaulicher Körper in die Plasmodien der Myxomyceten. — Flora Bd. 75 (Ergänzungsband), (1897), S. 182.

Chapin, Paul (Easthampton U.S.A.), 1900—02.

Einfluß der Kohlensäure auf das Wachstum. — Dissert. Leipzig 1902 — Flora Bd. 91 (1902), S. 348.

*__Chudiakow, Nicolaus von__ (Kiew), 1891—92, Assistent 1893 bis 1894.

Beiträge zur Kenntnis der intramolekularen Atmung. — Dissert. Leipzig 1894 — Landw. Jahrbücher, (1894), S. 333.

Untersuchungen über die alkoholische Gährung. — Landw. Jahrbücher, (1894), S. 391.

Clark, (England), Tübingen.

Über den Einfluß niederer Sauerstoffpressung auf die Bewegungen des Protoplasmas. — Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 6 (1888), S. 273.

Copeland, E. B. (Monroe Wisc. U.S.A.), 1895/96.

Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. — Dissert. Halle 1896.

**__Correns, Carl__ (München), 1891—92, von 1899—1910 a.o. Professor in Leipzig.

Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. — Flora Bd. 75, (1892), S. 87.

*__Czapek, Friedrich__ (Prag), 1893—94.

Untersuchungen über Geotropismus. — Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXVII, (1895), S. 243.

*__Demoor, Jean__ (Brüssel), 1892.

Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. — Archives de Biologie Bd. XIII (1894).

__Derschau, Max von__ (Dortmund), 1890—93.

Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. — Dissert. Leipzig 1893.

__Diakonow, N. W.__ (Rußland), Tübingen.

Intramolekulare Atmung. — Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., (1886), S. 2. (Vorl. Mitteilung der später anderweitig erschienenen Abhandlungen).

*__Dietz, Sándor__ (Budapest), Tübingen.

Beiträge zur Kenntnis der Substratrichtung der Pflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II, (1888), S. 478.

__Dorn, Otto__ (Werdau i./S), 1910—13.

Beiträge zur Kenntnis von der Durchbohrung pflanzlicher Membranen durch Pilzhyphen. — Dissert. Leipzig 1914.

__Dude, Max__ (Zittau), 1900/02.

Über den Einfluß des Sauerstoffentzugs auf pflanzliche Organismen. — Dissert. Bern 1903 — Flora Bd. 92, (1903), S. 205.

*__Duggar, M.__ (U.S.A.), 1899.

Physiological Studies with reference to the Germination of certain fungous Spores. — Botan. Gazette Bd. XXXI, (1901), S. 38.

__Engelmann, Walther__ (Rußdorf i. S.-A.), 1911—14.

*__Eriksson, Jacob__ (Stockholm), Tübingen.

Über Wärmebildung durch intramolekulare Atmung der Pflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen, Bd. I, (1881), S. 105.

__Eschenhagen, Franz__ (Stolpen), 1888—89.

Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentrationen auf das Wachstum von Schimmelpilzen. — Dissert. Leipzig 1889.

*Ewart, Alfred J. (Liverpool), 1894—96.

On assimilatory Inhibition in chlorophyllous Plants. — Dissert. Leipzig 1896 — Journ. of the Linnean Society Bd. 31, (1896), S. 429.

On the Evolution of Oxygen from coloured Bakteria. — Journ. of the Linnean Society Bd. 33, (1897).

Faber, Friedrich v. (Amsterdam), 1903.

Fehlner, (St. Pölten, Österreich), Tübingen.

Ficker, Johannes (Dresden), 1908—10.

Studien über die Dauer des Orientierungsvermögens der Laubblätter. — Dissert. Leipzig 1911.

Fischer, A., Assistent 1887—89, Privatdozent 1882—89 a.o. Professor 1889—1902.

Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. — Botan. Ztg., (1890), Nr. 42—44.

Glykose als Reservestoff der Laubhölzer. — Botan. Ztg., (1888), Nr. 26.

Fitting, Hans (Halle a. S.), 1901/02.

Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. (Vorl. Mitteil.). — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XX, (1902), S. 373.

Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVIII, (1903), p. 545.

Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizwirkung bei Mimosa. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIX, (1904), S. 424.

Frankfurt, Salomon (Wilna), 1896.

Freundlich, Helmut (Biebrich), 1905—07.

Untersuchungen über die Entwicklung und Regeneration der Gefäßbündel in Kotyledonen und Laubblättern. — Dissert. Leipzig 1909 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVI, (1909), S. 137.

Frieling, Rudolf (Oelde i. Westfalen), seit 1912.

Fritzsche, Alfred (Wurzen), 1908—10.

Untersuchungen über die Lebensdauer und das Absterben der Elemente des Holzkörpers. — Dissert. Leipzig. 1910.

Fritzsche, Kurt (Liebschwitz), 1897—98.

Über die Beeinflussung der Circumnutation durch verschiedene Faktoren. — Dissert. Leipzig 1899.

***Gertz, Otto** (Lund, Schweden), 1906.

Fysiologiska undersökningar öfver slägtet Cuscuta. — Botaniska Notiser (1910), S. 97.

Gießler, Rudolf, Assistent 1895—1900, Kustos seit 1900.

Göbel, Johannes Kurt (Roßwein), 1900—02.

Über die Durchlässigkeit der Kuticula. — Dissert. Leipzig.

***Goodale, George Lincoln** (Cambridge, U.S.A.), Tübingen.

Grabendörfer, zeitweise Assistent in Tübingen.

***Gran, Haakon** (Christiania), 1896—97.

Gräntz, Friedrich (Chemnitz), 1895—98.

Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. — Dissert. Leipzig 1898.

****Guttenberg, Hermann Ritter von** (Triest), 1906/07.

Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XLV, (1908), p. 193.

Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVII, (1910), S. 762.

Haacke, Otto (Eythra), 1889—91.

Über die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1892 — Flora Bd. 75 (1892), S. 455.

Hahmann, Curt (Marienberg i. Sa.), 1909—12.

Über Wachstumsstörungen bei Schimmelpilzen durch verschiedene Einflüsse. — Dissert. Leipzig 1913.

Hallbauer, Walter (Leipzig), 1907—09.

Über den Einfluß allseitiger mechanischer Hemmung durch einen Gipsverband auf die Wachstumszone und die innere Differenzierung der Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1909.

*__Hansgirg__, (Prag), 1889.

Phytodynamische Untersuchungen. Prag 1891.

*__Hansteen, Barthold__ (Christiania), 1892—93.

Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. — Flora Bd. 70 (1894 Ergänzungsband).

Harder, Richard (Hamburg), 1913/14.

Über den autotropischen Ausgleich mechanisch aufgezwungener Krümmungen des Sprosses. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXXII, (1914), S. 197.

Hartmann, Friedrich (Helmsgrün), 1910—12.

Beiträge zur Kenntnis der Festigkeits- und Dehnbarkeitsverhältnisse bei Pflanzensprossen. — Dissert. Leipzig 1913.

Hassak, Carl (St. Pölten), Tübingen.

Über das Verhältnis von Pflanzen zu Bikarbonaten und über Kalkinkrustation. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II, (1888), S. 465.

Haupt, Hugo (Görlitz), 1899—01.

Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. — Dissert. Leipzig 1900 — Flora Bd. 90 (1902), S. 1.

**__Hauptfleisch, P.__ (Greifswald), 1890—91.

Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. — Dissert. Leipzig 1892 — Pringsh., Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXIV, (1892), Heft 2.

*__Heald de Forest, Fred__ (U.S.A.), 1896—97.

Gametophytic Regeneration as exhibited by Mosses and Conditions for the Germination of cryptogam Spores. — Dissert. Leipzig 1897.

**Hegler, Robert (Eßlingen), 1889—90, Assistent 1890—92.

Über den Einfluß des mechanischen Zugs auf das Wachstum der Pflanze. — Dissert. Leipzig 1893 — Beitr. z. Biologie d. Pflanzen Bd. VI (1893).

Heinich, Kurt (Noßwitz), 1904—06.

Über die Entspannung des Markes im Gewebeverbande und sein Wachstum im isolierten Zustand. — Dissert. Leipzig 1908 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVI, (1908), S. 207.

Heller, Arthur (Stendal), 1901—03.

Über die Wirkung ätherischer Öle und einiger verwandter Körper auf die Pflanze. — Dissert. Leipzig 1903 — Flora Bd. 93, (1904).

Hering, Franz (Döbra), 1894—95.

Über Wachstumskorrelationen bei mechanisch gehemmtem Wachstum. — Dissert. Leipzig 1896 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXIX, (1896), S. 135.

Hering, Georg (Bischofswerda), 1901—03.

Untersuchungen über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. — Dissert. Leipzig 1904 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XL (1904), S. 499.

Hilbrig, Johannes (Zittau), 1897—99.

Über den Einfluß supramaximaler Temperatur auf das Wachstum der Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1900.

Hilburg, C., zeitweise Assistent in Tübingen.

Über Turgescenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen, Bd. I (1881), S. 23.

Holman, Richard (Alleghany U.S.A.), 1912—14.

Hosseus, Kurt (Stromberg), 1901—02.

Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch äußere Faktoren. — Dissert. Leipzig 1903.

*__Hryniewiecki, B.__ (Dorpat), 1904—06.

Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln. — Schriften der Naturf. Gesellsch. d. Univ. Jurjeff (Dorpat) (1908). 144 S. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung).

Hume, A. (Plymouth U.S.A.), 1908.

Irmscher, Edgar (Dresden), 1909—11.

Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. — Dissert. Leipzig 1912 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. L (1912), S. 387.

Issatschenko (Petersburg), 1896.

*__Iwanoff, L.__ (Moskau), 1902—04.

Das Auftreten und Schwinden der Phosphorverbindungen in der Pflanze. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVI (1901), S. 355.

Jensen, (Kopenhagen), 1892.

Jentsch, Arno (Lohmen), 1913—15.

*__Jentys, Stephan__ (Dublany b. Lemberg), Tübingen.

Über den Einfluß hoher Sauerstoffpressungen auf das Wachstum der Pflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II, (1888), S. 419.

*__Jönsson, B.__ (Lund), Tübingen.

*__Johannsen, W.__ (Kopenhagen), Tübingen.

Über den Einfluß hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I, (1885), S. 686.

Josing, Eugen (Breslau), 1899—1900.

Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. — Dissert. Leipzig 1901 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVI (1901), S. 197.

*__Juel, O. H.__ (Stockholm), 1899.

Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIV (1900), S. 507.

Kaiser, Johannes Friedrich (Jocketa i. V.), 1904—05.

Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzenorganen. — Dissert. Leipzig 1907.

****Karsten, Georg** (Rostock), 1891; 1892—95 Privatdozent.

Katz, J. (Leipzig), 1896—97.

Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXI, (1898), S. 599.

***Keeble, Frederick** (Cambridge, England), 1893.

Keller, Ida (U. S. A.), 1887—88.

Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. — Dissert. Zürich 1890.

Kerstan, Karl (Markneukirchen), 1904—06.

Über den Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben. — Dissert. Leipzig 1907 — Beitr. z. Biologie d. Pflanzen Bd. IX (1907), S. 163.

****Klebs, Georg** (Neidenburg, Ostpr.), Tübingen, zeitweise Assistent.

Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. — Unters. aus dem Botan. Instit. Tübingen Bd. I (1883), S. 233.

Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. — Untersuch. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I (1885), S. 536.

Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II (1886), S. 333.

Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II (1888), S. 489.

Klemm, Paul, Assistent 1888—1903.

Beitrag zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen. — Flora 1892, S. 395.

Über die Aggregationsvorgänge in Crassulaceenzellen. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. X, (1892), S. 237.

Desorganisationserscheinungen der Zelle. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVIII, (1895), S. 627.

*Klercker, J. E. F. af (Stockholm) — Tübingen, Leipzig, 1889.

Studien über Gerbstoffvakuolen. — Dissert. 1888 — Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar Bd. 13, Afd. III No. 8.

**Kniep, Hans (Jena), 1904—05, Assistent 1905—06.

Untersuchungen über die Chemotaxis der Bakterien. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIII, (1906), S. 215.

Köhler, Paul (Wurzen), 1903—05.

Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen und der Bedingungen des Absterbens mycelialer Zellen von Aspergillus niger. — Dissert. Leipzig 1907 — Flora Bd. 97, (1907), S. 216.

Köhler, Richard (Altenburg), 1899—1901.

Über die plastischen und anatomischen Veränderungen bei Keimwurzeln und Luftwurzeln, hervorgerufen durch partielle mechanische Hemmungen. — Dissert. Leipzig 1902.

**Koernicke, Max (Bonn), 1903/04.

Über die Wirkung von Röntgenstrahlen auf die Keimung und das Wachstum. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXII, (1904), S. 148.

*Kośanin, Nedeljko (Vionica, Serbien), 1901—02.

Über den Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter. — Dissert. Leipzig 1905.

Kosaroff, Peter (Slivno, Rußland), 1894—96.

Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Wasseraufnahme der Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1897.

Kosinski, Ignacy (Jaslo, Bulgarien), 1898—1900.

Die Atmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei Aspergillus niger. — Dissert. Leipzig 1901 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVII, (1902), S. 137.

Kretzschmar, Paul (Leipzig), 1900—02.

Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. — Dissert. Leipzig 1903 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIX, (1903), S. 273.

***Krzemieniewski, Severin** (Krakau), 1909.

Ein Beitrag zur Kenntnis der phototaktischen Bewegungen. — Anz. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau, Abt. II, (1909), II. Semester, S. 859.

****Küster, Ernst** (Breslau), 1896/97.

Kunath, M., Assistent 1894—97.

Kunstmann, Hugo (Freystadt i. Schles.), 1892—94.

Über das Verhältnis zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. — Dissert. Leipzig 1895.

Kurzwelly, Walter (Leipzig), 1900—01, Assistent 1901—05.

Über die Widerstandsfähigkeit trockener pflanzlicher Organismen gegen giftige Stoffe. — Dissert. Leipzig 1903 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVIII, (1903), S. 290.

***Kylin, Harald** (Upsala), 1912—13.

Über Enzymbildung und Enzymregulation bei einigen Schimmelpilzen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LIII, (1914), S. 465.

Lange, Theodor (Dohna i. Sa.), 1889—91.

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden. — Dissert. Leipzig 1891. — Flora Bd. 74, (1891), S. 393.

****Lehmann, Ernst** (Dresden), 1907.

Zur Kenntnis des anaeroben Wachstums höherer Pflanzen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIX, (1911), S. 61.

Leonhardt, Walter (Meissen), 1911—14.

Über das Durchbrechen und das Verhalten von Sprossen bei zu hoher oder viel Widerstand bietender Erdbedeckung. — Dissert. Leipzig 1915 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LV, (1915), S. 91.

*Lepeschkin, Wladimir (Moskau), 1900—01.

Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen. Flora Bd. 90 (1902), S. 42.

*Lidforss, Bengt (Lund), 1893 u. 1906.

**Lieske, Rudolf (Dresden), 1908—10. Von 1910—11 Assistent.

Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von Spirophyllum ferrugineum Ellis, einem typischen Eisenbakterium. — Dissert. Leipzig 1911 — Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XLIX (1911), S. 91.

Untersuchungen über die Physiologie eisenspeichernder Hyphomyceten. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. L (1912), S. 328.

Untersuchungen über die Physiologie denitrifizierender Schwefelbakterien. — Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch., Biolog. Wissensch. 1912, 6. Abhandl.

Lind, Karl (Griedelbach), 1896—97.

Über das Eindringen von Pilzen in Kalkgesteine und Knochen. — Dissert. Leipzig 1899 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXII, (1899), S. 603.

Lindner, Johannes (Altenburg, S.-A.), 1912—14.

Über den Einfluß günstiger Temperaturen auf gefrorene Schimmelpilze. (Zur Kenntnis der Kälteresistenz von Aspergillus niger.) — Dissert. Leipzig 1915 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LV, (1915), S. 1.

Lippe, Erich (Dresden), seit 1912.

*Liro, Ivar (Helsingfors), 1907—09.

Über die photochemische Chlorophyllbildung bei den Phanerogamen. — Annales Acad. scientiarum Fennicae Ser. A, tom. I (1908).

Lode, Alfred (Dresden), seit 1913.

Lohse, Robert (Chemnitz), seit 1914.

*__Lundegårdh, Henrik__ (Stockholm), 1912/13.

Einige Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LIII (1914), S. 421.

__Luxburg, Hermann Graf von__ (Würzburg), 1902—04.

Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. — Dissert. Leipzig 1905 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLI, (1905), S. 399.

*__Mac Dougal__ (Minnesota, U.S.A.), 1895.

The Mechanism of Movement and Transmission of Impulses in Mimosa and other sensitive Plants. — Botan. Gaz. XXII, (1896), S. 293.

*__Mc. Kenney, Rudolf__ (Philadelphia), 1900 01.

Observations on the Conditions of Light Production in luminous Bacteria. — Dissert. Basel 1902 — Proceedings of the Biological Society of Washington Vol. XV, (1902), S. 213.

*__Mágocsy-Dietz__ siehe Dietz.

__Mann, Bruno__ (Thurm), 1903—05.

Untersuchungen über die Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. — Dissert. Leipzig 1906.

*__Massart, Jean__ (Brüssel), 1892.

*__Maurizio, Adam__ (Lemberg), 1909/10.

*__Maximoff, Nicolai__ (St. Petersburg), 1899 u. 1903.

__Mayenburg, Ottomar von__ (Schönheide), 1899—01.

Lösungskonzentration und Turgorregulation bei den Schimmelpilzen. — Dissert. Leipzig 1901 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVI, (1901), S. 381.

__Medisch, Marc__ (Charkow), 1910—11.

__Meischke, Paul__ (Groitzsch), 1897—98, Assistent 1898—1900.

Über die Arbeitsleistung der Pflanzen bei der geotropischen Krümmung. — Dissert. Leipzig 1898 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIII, (1899), S. 397.

Meiser, Paul (Stolpen i. Sa.), seit 1913.

Meissner, Curt (Leipzig), 1900—02.

Akkommodationsfähigkeit einiger Schimmelpilze. — Dissert. Leipzig 1902.

Meurer, Reinhard (Dresden), 1906—08, Assistent 1908—14.

Über die regulatorische Aufnahme anorganischer Stoffe durch die Wurzeln von Beta vulgaris und Daucus Carota. — Dissert. Leipzig 1909 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVI, (1909), S. 503.

Meyer, Johannes (Hamburg), 1910—13.

Die Crataegomespili von Bronvaux. — Dissert. Leipzig 1915 — Zeitschr. f. induktive Abst. u. Vererbungslehre Bd. 13, (1915).

****Miehe, Hugo** (Braunschweig), 1899—01, Assistent 1901—10, Privatdozent 1902—08, a.o. Professor seit 1908.

Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVII, (1902), S. 527.

***Miyoshi, Manabu** (Tokyo), 1891—95.

Über den Chemotropismus der Pilze. — Botan. Ztg. 1894, S. 1.

Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. — Flora Bd. 78, (1894), S. 76.

Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVIII, (1895), S. 269.

Mogk, Walter (Leipzig), 1908—10. Gefallen in Frankreich im September 1914.

Untersuchungen über Korrelationen von Knospen und Sprossen. — Dissert. Leipzig 1913 — Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. 38, (1914).

***Moisescu, Nicolai** (Bukarest), 1904—5.

Kleine Mitteilung über die Anwendung des horizontalen Mikroskopes zur Bestimmung der Reaktionszeit. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIII, (1905), S. 364—367.

Untersuchungen über den Autotropismus der Keimwurzeln. Leipzig (G. Fock), 1906, (8 Seiten).

Morgenstern, Richard (Schellenberg), 1910—12.

Über den mechanischen Ausgleich der durch Verhinderung der geotropischen Krümmung in den Pflanzen entstandenen Spannungen. — Dissert. Leipzig 1913. — Cohns Beiträge z. Biologie Bd. XII, (1913).

*__Mottier, David M.__ (U. S. A.), 1897—98.

The Effect of centrifugal Force upon the Cell. — Ann. of Botany Bd. XIII, (1899), S. 325.

Müller, C. (Dobrowitz, Österreich), 1888—89.

Über die Entstehung von Kalkoxalatkristallen in pflanzlichen Zellmembranen. — Dissert. Leipzig 1890.

Müller, Friedrich (Glauchau), 1907—11. Assistent seit 1912.

Untersuchungen über die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen von Chytridiaceen und Saprolegniaceen. — Dissert. Leipzig 1911. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIX, (1911), S. 421.

Müller, Gottfried (Glashütte i. S.), 1910—13.

Beiträge zur Keimungsphysiologie. — Dissert. Leipzig 1915 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LIV, (1914), S. 529.

Munk, Max (Jux in Württemberg), 1913 14.

**__Nathansohn, Alexander__ (Brzezany, Österreich), 1897—1900, Assistent 1903—09, Privatdozent 1902—09, a. o. Professor seit 1909.

Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXII, (1898), S. 671.

Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. — Dissert. Leipzig 1900 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXV, (1900), S. 48.

(zusammen mit Pringsheim, E.):

Über die Summation intermittierender Lichtreize. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLV, (1908), S. 137.

Nedokutschaeff, Nicolai (Jeletz, Rußland), 1902—03.

Über die Speicherung der Nitrate in den Pflanzen. (Vorl. Mitt.) — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXI, (1903), S. 431.

Neubert, Ludwig (Leipzig), 1908—10.

Geotrophismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen. — Dissert. Leipzig 1911. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen Bd. X, (1911).

Neubert, Richard Oswald (Oberstützengrün), 1900—02.

Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von Allium. — Dissert. Leipzig 1903 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVIII, (1903), S. 119.

***Newcombe, Frederick Carl** (Flint, U.S.A.), 1892—9.

The Effect of mechanical Resistance on the Growth of Plant Tissues. — Dissert. Leipzig 1894.

The Influence of mechanical Resistance on the Development and Life-period of Cells. — Botanical Gazette Bd. XIX, (1894), S. 149.

The Cause and Conditions of lysigenous Cavity-formation. — Ann. of Botany Bd. 8, (1894), S. 403.

Nikitinsky, Jacob (Moskau), 1902—03.

Über die Beeinflussung einiger Pilze durch ihre Stoffwechselprodukte. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XL, (1904), S. 1.

***Niklewski, Bronislaus Stephan** (Hohensalza), 1902—05.

Untersuchungen über die Umwandlung einiger stickstofffreier Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume. — Dissert. Leipzig.

Über die Wasserstoffoxydation durch Mikroorganismen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVIII (1910), S. 311.

***Nilsson-Ehle, Hermann** (Lund), 1909/10.

Noack, Kurt (Stuttgart), 1910—12.

Beiträge zur Biologie der thermophilen Organismen. — Dissert. Leipzig 1913 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LI, (1913), S. 593.

Nöbel, Rudolf (Zweinaundorf b. Leipzig), seit 1914.

Nordhausen, Max (Berlin), 1897—98.

Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIII, (1899), S. 1.

Ockel, Walter (Ebingen), 1898—1900. † 1900.

*Ohno, Naoge** (Tokyo), 1904—07.

Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLV, (1908), S. 601.

*Oliver, F. W.** (London) — Tübingen.

Fortleitung des Reizes bei Narben. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. (1887), S. 162.

Paál, Árpad (Budapest), 1913—14.

Über phototropische Reizleitungen. (Vorl. Mitt.) — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXXII, (1914), S. 503.

*Pantanelli, E.** (Rom), 1902—03.

Zur Kenntnis der Turgorregulation bei Schimmelpilzen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XL, (1904), S. 303.

*Peklo, Jaroslav** (Prag), 1909—10.

*Peirce, George J.** (Cambridge, Mass. U.S.A.), 1893—94 und 1904.

A Contribution to the Physiologie of the Genus Cuscuta. — Dissert. Leipzig 1894 — Ann. of Botany Bd. VIII, (1894), S. 53.

Das Eindringen von Wurzeln in lebendige Gewebe. — Botan. Ztg. 1894 Bd. 52, S. 169.

Perekalin, Boris (Moskau), 1910.

Pfundt, Max (Stauchlitz), 1906—08.

Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. — Dissert. Leipzig 1909 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVII, (1909), S. 1.

Pollock, James B. (U.S.A.), 1897—98.

The Effect of Shock on longitudinal Growth of Plant Organs. — Science N. S., Bd. XIII, (1901), S. 251.

Popovici, Alexandru P. (Jassy, Rumänien), 1899.

Der Einfluß der Vegetationsbedingungen auf die Länge der wachsenden Zone. — Botan. Centralbl. Bd. LXXXI, (1900), S. 33.

***Porodko, Theodor** (Lotice, Rußland), 1903—04 u. 1907.

Studien über den Einfluß der Sauerstoffspannung auf pflanzliche Mikroorganismen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLI, (1905), S. 1.

Nimmt die ausgewachsene Region des orthotropen Stengels an der geotropischen Krümmung teil? — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVI a, (1908), S. 3.

****Pringsheim, Ernst** (Breslau), 1904—06.

Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1906 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIII, (1906), S. 89.

— — und Nathansohn, A. Siehe diesen.

Pulst, Karl (Berlin), 1898—1900.

Die Widerstandsfähigkeit einiger Schimmelpilze gegen Metallgifte. — Dissert. Leipzig 1902 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXVII, (1902), S. 205.

***Puriewitsch, K.** (Kiew), 1896.

Über selbsttätige Entleerung der Reservestoffbehälter. (Vorl. Mitteilung.) — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 14, (1896), S. 207.

Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXI, (1898), S. 1.

Rabe, Franz (Neuhaldensleben), 1903—05.

Über die Austrocknungsfähigkeit gekeimter Samen und Sporen. — Dissert. Leipzig 1905 — Flora Bd. 95 (Ergänzungsband, 1905), S. 253.

Rawitscher, Felix (Frankfurt a. M.), 1913—14.

****Renner, Otto** (Neu-Ulm), 1907.

Experimentelle Beiträge zur Wasserversorgung. — Flora Bd. 103, (1911), S. 173.

*Richards, Herbert M. (U.S.A.), 1895/6.

The Respiration of wounded Plants. — Ann. of Botany Bd. X, (1896), S. 531.

Die Beeinflussung des Wachstums einiger Pilze durch chemische Reize. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXX, (1897), S. 665.

The Evolution of Heat by wounded Plants. — Ann. of Botany Bd. 11, (1897), S. 29.

Richter, Johannes (Pegau), 1892—94.

Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. — Dissert. Leipzig 1894. — Flora Bd. 78, (1894), S. 399.

Risse, Fritz (Dresden), seit 1912.

*Ritter, Georg (Moskau), 1895/6 u. 1898/9.

Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. — Flora Bd. 86, (1899), S. 329.

*Rosenvinge, L. K. (Kopenhagen) — Tübingen.

*Rothert, W. (Kasan, jetzt Krakau), 1891/2 u. 1900.

Über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. X, (1892), S. 374.

Über Heliotropismus (1894). — Cohns Beiträge z. Biologie der Pflanzen Bd. VII, (1896), S. 1.

Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. — Flora Bd. 88, (1901), S. 371.

Zur Terminologie der taktischen Reizerscheinungen. — Botan. Ztg. Bd. LX (II), (1902), S. 17.

Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXIX, (1904), S. 1.

van Rysselberghe, F. (Brüssel), 1898/99.

Influence de la température sur la perméabilité du protoplasma vivant. — Bullet. de l'Academie royale de Belgique (Classe des sciences) No. 3, (1901), S. 173.

Sammet, Robert (Mumsdorf), 1902—04.

Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden. — Dissert. Leipzig 1905 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLI, (1905), S. 611.

Schaller, K., Dr. phil., Assistent 1897—98.

****Schilling, August** (Hessen), 1894.

Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von Mimosa pudica. — Habilitationsschrift für die technische Hochschule in Darmstadt, 1907. Jena (1907), 20 Seiten.

Schmidt, Alexander (Limbach i. Sa.), seit 1913.

Schmidt, Georg (Berlin), 1895—98.

Über die Atmung ein- und mehrjähriger Blätter im Sommer und im Winter. — Dissert. Leipzig 1902.

Schmidt, Richard Hermann (Steinhorst b. Rostock), 1889—90.

Über die Aufnahme und Verarbeitung von fetten Ölen durch Pflanzen. — Dissert. Rostock 1891 — Flora Bd. 74, (1891), S. 300.

Schnee, Friedrich (Hettstedt), 1904—06.

Über den Lebenszustand allseitig verkorkter Zellen. — Dissert. Leipzig 1906.

Schönfeld, Erich (Borna), 1911—13.

Über den Einfluß des Lichtes auf etiolierte Blätter. — Dissert. Leipzig 1913.

Schreiter, Rudolf (Dresden), 1906—08.

Über Heliotropismus der Stengelknoten. — Dissert. Leipzig 1909.

****Schroeder, Heinrich** (London), 1903—05.

Über den Einfluß des Cyankaliums auf die Atmung von Aspergillus niger nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blausäurewirkung. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIV (1907), S. 409.

Schröder, G., — Tübingen, 1885/86.

Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II, (1886), S. 1.

Schröder, Richard (Moskau), 1902.

Schröter, Alfred (Leipzig), 1902—03.

Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. — Dissert. Leipzig 1905 — Flora Bd. 95 (Ergänzungsband, 1905), S. 1.

Schtscherback, Johann (Odessa), 1907—09.

Die geotropische Reaktion in gespaltenen Stengeln. — Beihefte z. Botan. Centralbl. Bd. XXV, 1. Abt. (1910), S. 358.

Schubert, Walter (Annaberg), 1907—09.

Über die Resistenz exsiccatortrockener pflanzlicher Organismen gegen Alkohol und Chloroform bei höheren Temperaturen. — Dissert. Leipzig 1909 — Flora Bd. 100, (1910), S. 68.

Schüller, Felix (Dresden), 1897—98.

Über die Umwandlung der Kohlehydrate während der Jahresperiode in den Halbsträuchern und perennierenden Kräutern. — Dissert. Leipzig 1898.

Schuster, Georg (Schindlerswerk), 1910—12.

Über den Einfluß der Sauerstoffpressung auf die Protoplasmaströmung. — Dissert. Leipzig 1913.

Schütze, Johannes (Dresden), 1904—06.

Die Beeinflussung des Wachstums durch den Turgeszenzzustand. — Dissert. Leipzig 1908.

Schütze, Rudolf (Chemnitz), 1908—09.

Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. — Dissert. Leipzig 1910 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLVIII, (1910), S. 379.

****Schwarz, Frank** (Graz), Tübingen, zeitweise Assistent.

Die Wurzelhaare der Pflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I, (183), S. 135.

Zur Kritik der Methode des Gasblasenzählens an submersen Wasserpflanzen. — Untersuchungen aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I, (1881), S. 97.

Der Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I, (1881), S. 53.

Schwarze, Walter (Leipzig), seit 1913.

***Senn, Gustav** (Basel), 1900—01.

Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.

***Shibata, Keita** (Tokio), 1910—11.

Untersuchungen über lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen farbstoffbildenden Bakterien und Pilzen. — Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. LI, (1912), S. 179.

Sierp, Hermann (Bochum), 1913.

****Simon, Siegfried** (Berlin), 1902—06, Assistent 1906—08.

Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie die Atmungsfähigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIII, (1903), S. 1.

Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. — Dissert. Leipzig 1904 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XL, (1904), S. 103.

Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLV (1908), S. 351.

***Spalding, M. Volney** (Ann-Arbor U.S.A.), 1893—94.

The traumatropic Curvature of Roots. — Dissert. Leipzig 1894 — Ann. of Botany Bd. 8, (1894), S. 423.

***Sperlich, A.** (Innsbruck), 1910/11.

Über die Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte nebst Bemerkungen über den Phototropismus der positiv geotropischen Zonen des Hypokotyls und über das Stemmorgan bei Cucurbitaceen. — Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. L (1912), S. 502.

Stange, Bernhard (Sulza), 1888—91.

Über chemotaktische Reizbewegungen. 1. Die Zoosporen der Saprolegniaceen. 2. Die Myxamöben der Myxomyceten. — Botan. Ztg. (1890), Nr. 7—11.

Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1892 — Botan. Ztg. (1892), Nr. 16—27.

Stark, Peter (Freiburg i. Br.), seit 1914, Assistent seit 1915.

Steyer, Karl (Reinholdshein), 1898—1900.

Reizkrümmungen bei Phycomyces nitens. — Dissert. Leipzig 1901.

Stich, Conrad (Leipzig), 1888—90.

Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. — Dissert. Leipzig 1890 — Flora Bd 74, (1891), S. 1.

Stone, G. E. (Leicester U.S.A.), 1890—92.

***Svedelius, Nils E.** (Upsala), 1912.

Swart, Nikolaus, Assistent 1909—11.

***Swingle, Walter J.** (U.S.A.), 1898.

Szücs, Joseph (Györ, Ungarn), 1912—13.

Théremin, Bernhard (Landeshut), 1893—96.

Thiele, Rudolf (Halle), 1893—95.

Die Temperaturgrenze der Schimmelpilze in verschiedenen Nährlösungen. — Dissert. Leipzig 1896.

Tittmann, Hermann (Leipzig), 1892—96.

Physiologische Untersuchungen über Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVII (1894), S. 164.

Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Kutikula einiger Gewächse. — Dissert. Leipzig 1897 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXX (1897), S. 116.

****Tobler, Friedrich** (Berlin), 1899—1900.

***Townsend, Charles** (Saline, U.S.A.), 1895—97.

Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. — Dissert. Leipzig 1897 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXX (1897), S. 484.

The Correlation of Growth under the Influence of Injuries. — Ann. of Botany Bd. 11, (1897), S. 509.

Trebitz, Ernst (Aachen), 1903—05.

Beiträge zur Kenntnis der Ergrünungsbedingungen der Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1905.

Treboux, Oktave (Pernau), 1899—01.

Einige stoffliche Einflüsse auf die Kohlensäureassimilation bei submersen Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1903 — Flora Bd. 92 (1903), S. 49.

True, Rodney Howard (Greenfield, Wisconsin, U.S.A.), 1893 bis 1895.

On the Influence of sudden Changes of Turgor and of Temperature on Growth. — Dissert. Leipzig 1895 — Ann. of Botany Bd. IX, (1895), S. 365.

Trülzsch, Otto (Reichenbach i. V.), 1910—12.

Über die Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse von Ficus pumila und einiger anderer Pflanzen. — Dissert. Leipzig 1914 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LIV, (1914), S. 1.

Trzebinski, Joseph (Warschau), 1899—1900.

Über den Einfluß verschiedener Reize auf das Wachstum von Phycomyces nitens. — Anz. d. Akad. d. Wiss. zu Krakau, 1902, S. 112.

Úlehla, Vladimir (Strasniče, Mähren), 1912—13.

Voegler, Carl (Ronneburg), 1889—91.

Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen an Samenfäden der Farne. — Dissert. Leipzig 1891 — Botan. Ztg. (1891), S. 641.

Voigt, Erich (Riesa a. E.), 1911—14.

Wacker, Johannes (Groeningen), 1896—97.

Die Beeinflussung des Wachstums der Wurzeln durch das umgebende Medium. — Dissert. Leipzig 1898 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXII, (1898), S. 71.

Wächter, Wilhelm (Poppenbühl), 1903—05.

Untersuchungen über den Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von Allium Cepa und Beta vulgaris. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLI, (1905), S. 165.

****Warburg, O.** (Hamburg), Tübingen.

Über die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprozeß der Pflanzen (speziell der sog. Fettpflanzen). — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. II. (1886), S. 53.

Wasielewski, Waldemar von (Bonn). 1899—1900.

****Wehmer, Carl** (Freiburg a. d. Elbe). 1890—91.

Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. — Botan. Ztg. (1891), Nr. 15—38.

Zur Zersetzung der Oxalsäure durch Licht- und Stoffwechselwirkung. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 9, (1891), S. 218.

Über den Einfluß der Temperatur auf die Entstehung freier Oxalsäure in Kulturen von Aspergillus niger. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 9, (1891), S. 163.

Weinert, Johannes (Braunschweig). 1907—08.

Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizoiden thallöser Lebermoose. — Dissert Leipzig 1909 — Botan. Ztg. Bd. 67, (1909), S. 201.

Weyland, Hermann (Frankfurt a. M.), 1911—12.

Wiedersheim, Walter (Genua). 1902—03.

Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen. — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XL (1904), S. 230.

****Wieler, A.** (Hamburg), Tübingen: Assistent in Leipzig 1888—92.

Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I (1883), S. 189.

Das Bluten der Pflanzen. — Beiträge z. Biologie der Pflanzen Bd. VI, (1893), S. 1.

Die Jahresperiode des Blutens. — Tharandter forstl. Jahrbuch Bd. 43, (1893), S. 156.

*__Wilson, W.__ (U.S.A.) — Tübingen.

The Cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries. — Unters. aus dem Botan. Inst. Tübingen Bd. I (1881), S. 1.

Winkler, Albert (Mühlau), 1910—12.

Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. — Dissert. Leipzig 1913 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. LII (1913), S. 5.

Winkler, Ewald (Wendischbora), 1900—01.

Krümmungsbewegungen von Spirogyra. — Dissert. Leipzig 1902.

Winkler, Gerhard (Zwickau), 1913—14. Gefallen in Frankreich im Oktober 1914.

**__Winkler, Hans__ (Oschatz), 1896—98.

Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. — Dissert. Leipzig 1898 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXXII, (1898), S. 525.

Wohllebe, Herbert (Dresden), 1908—10.

Untersuchungen über die Ausscheidung von diastatischen und proteolytischen Enzymen bei Samen und Wurzeln. — Dissert. Leipzig 1911.

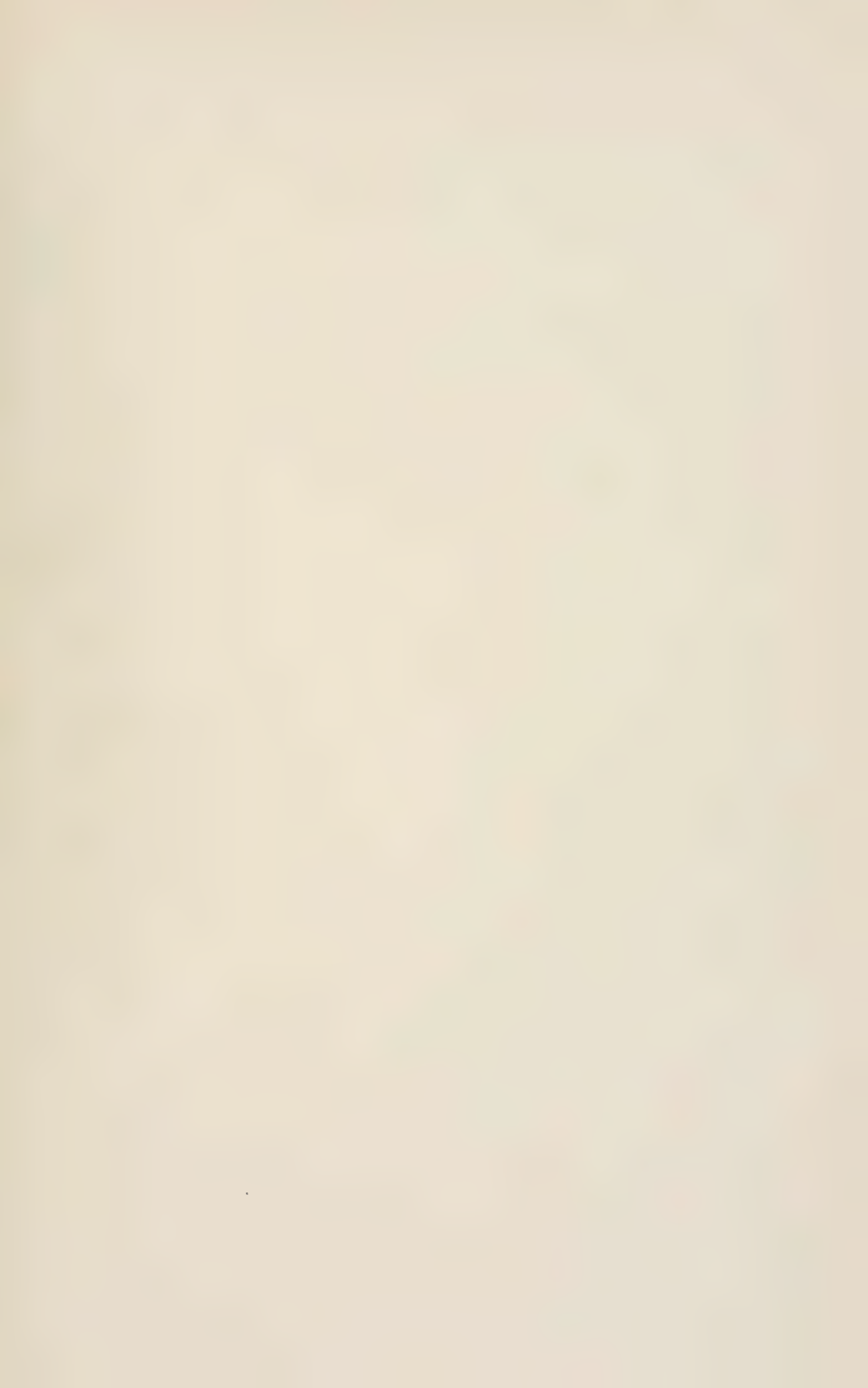
*__Wulff, Thorild.__, (Göteborg, Schweden). 1902.

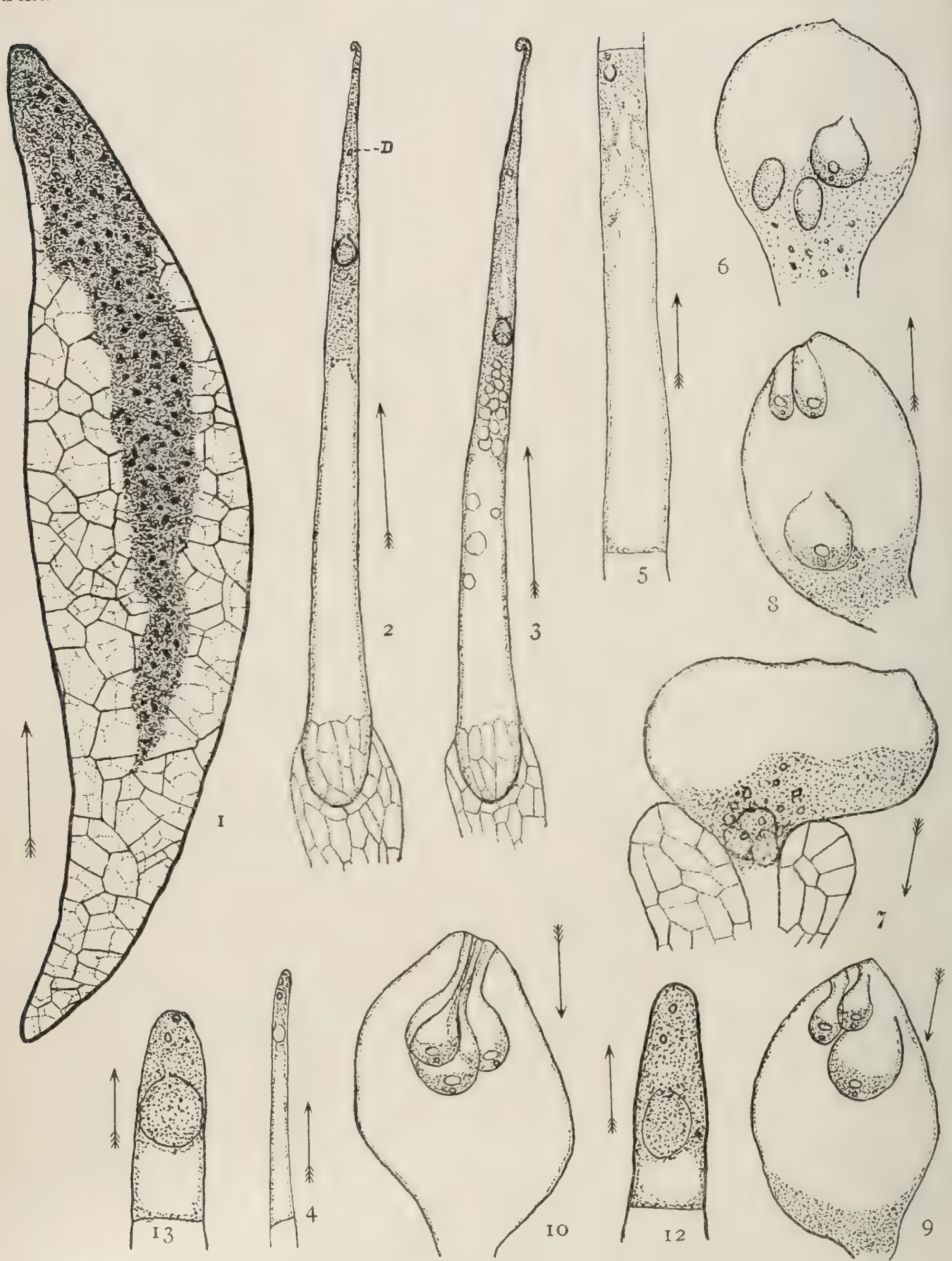
Zehl, Bernhard, 1905—07.

Die Beeinflussung der Giftwirkung durch die Temperatur, sowie durch das Zusammengreifen von zwei Giften. — Dissert. Leipzig 1907 — Zeitschr. f. allgem. Physiologie Bd. VIII, (1908), S. 140.

Zinsser, Oskar, 1893—95.

Über das Verhalten von Bakterien, insbesondere von Knöllchenbakterien in lebenden pflanzlichen Geweben. — Dissert. Leipzig 1897 — Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXX, (1897), S. 423.





F. M. Andrews del.

Tafel I

16 17 18 19 20 21

14 15 22 23 24 25

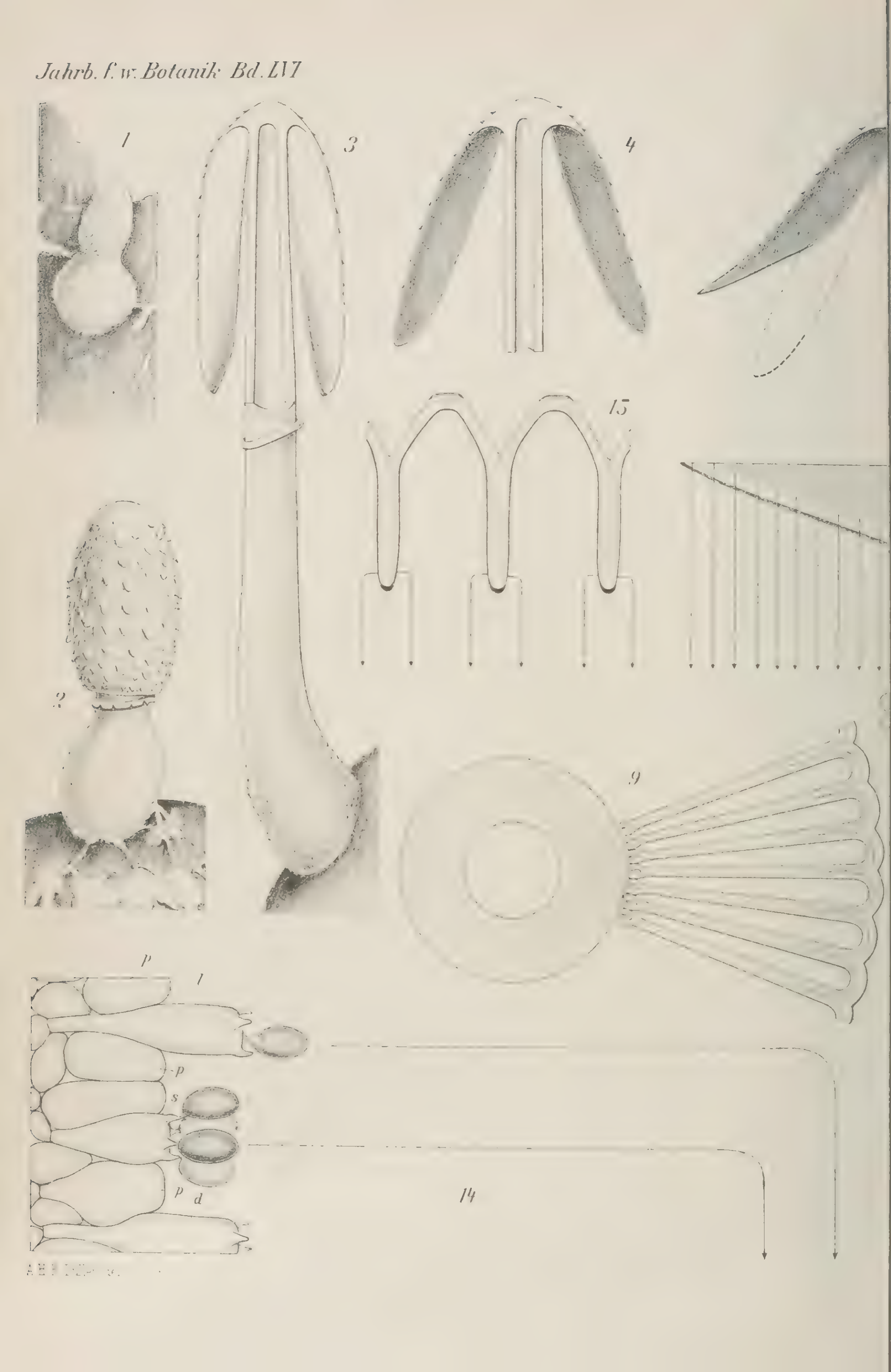
26 27 11 28 29

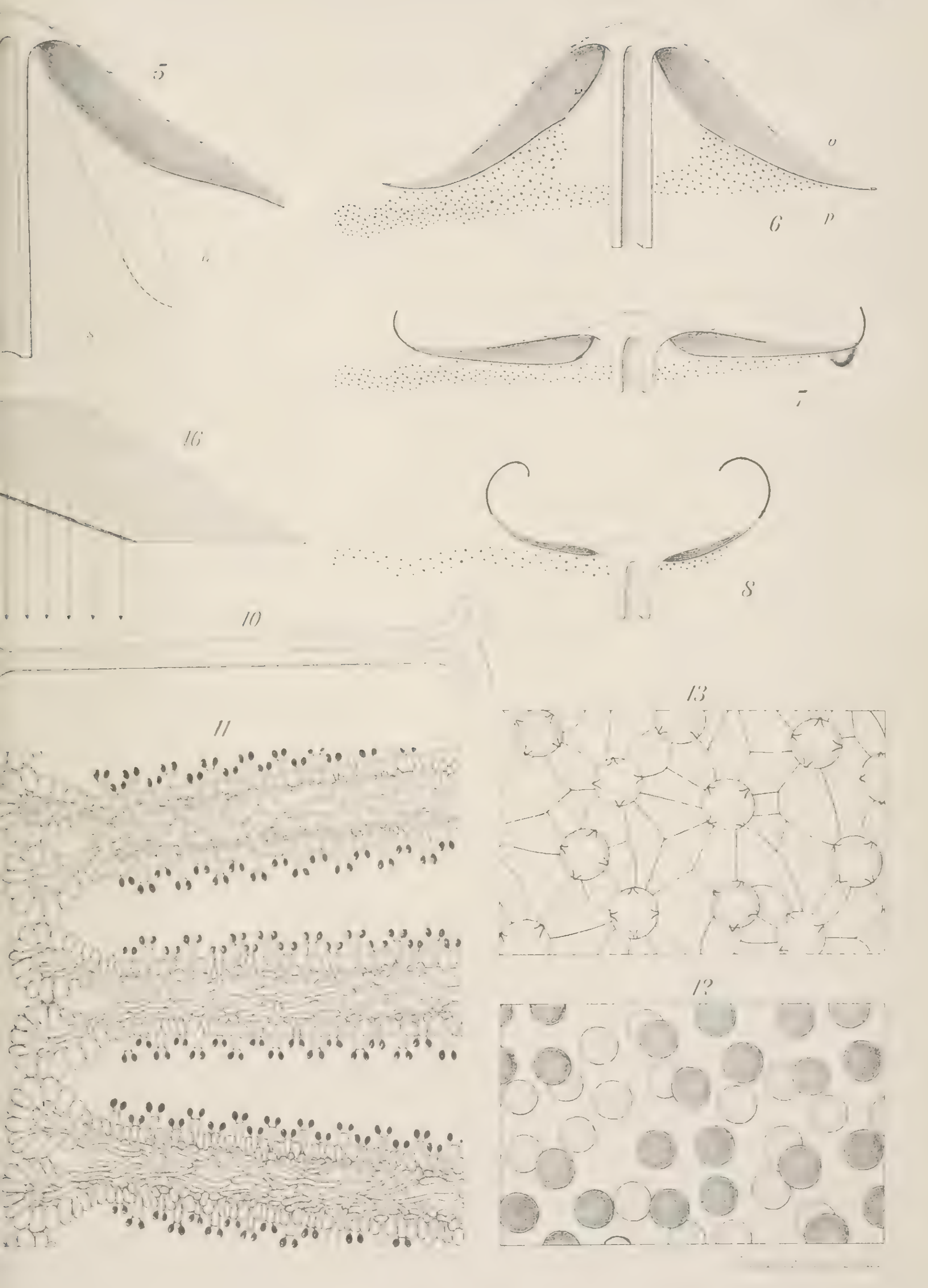
B C A

Photolith. E. Laue Berlin



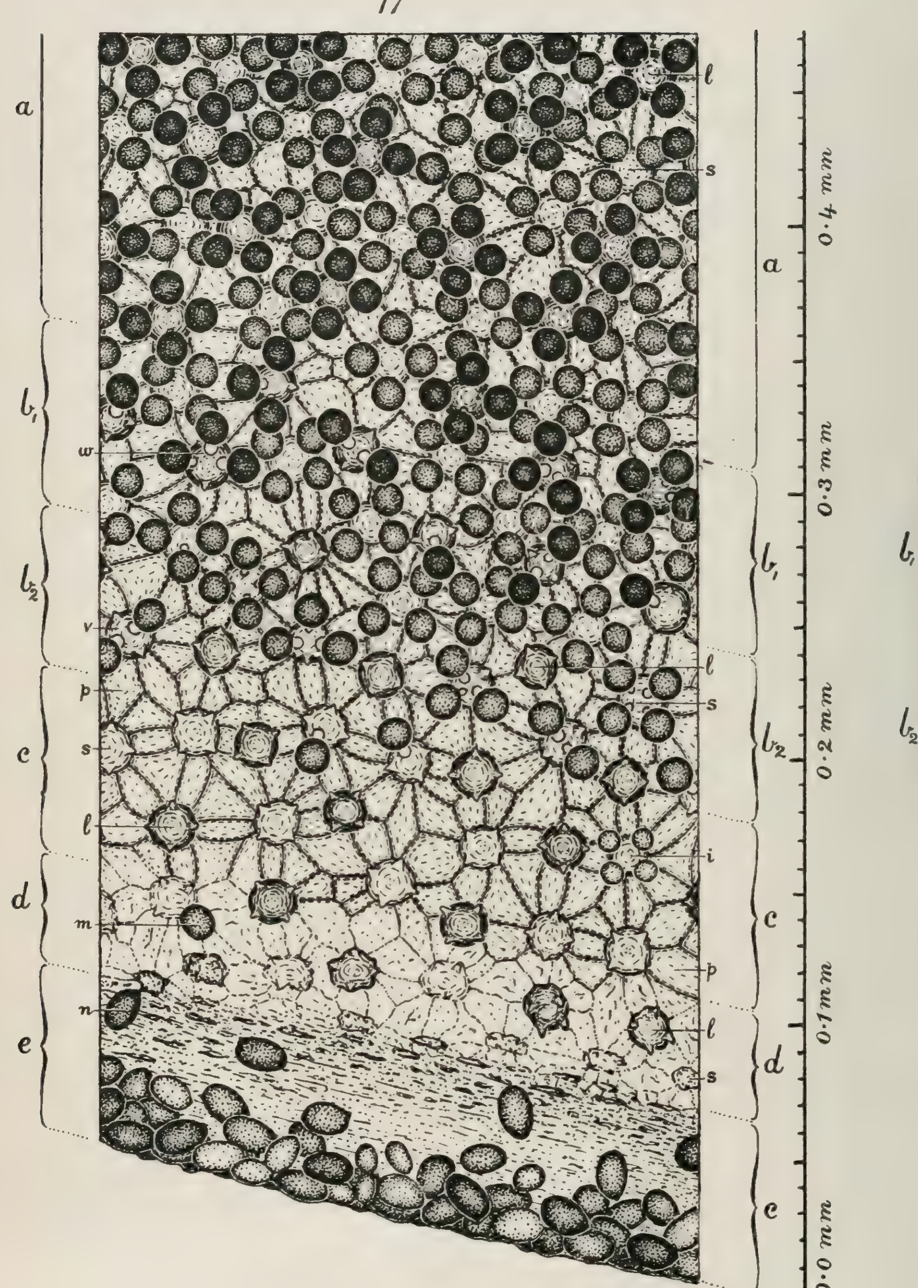



1
3
4
15
2
9
p
l
p
s
p
d
14

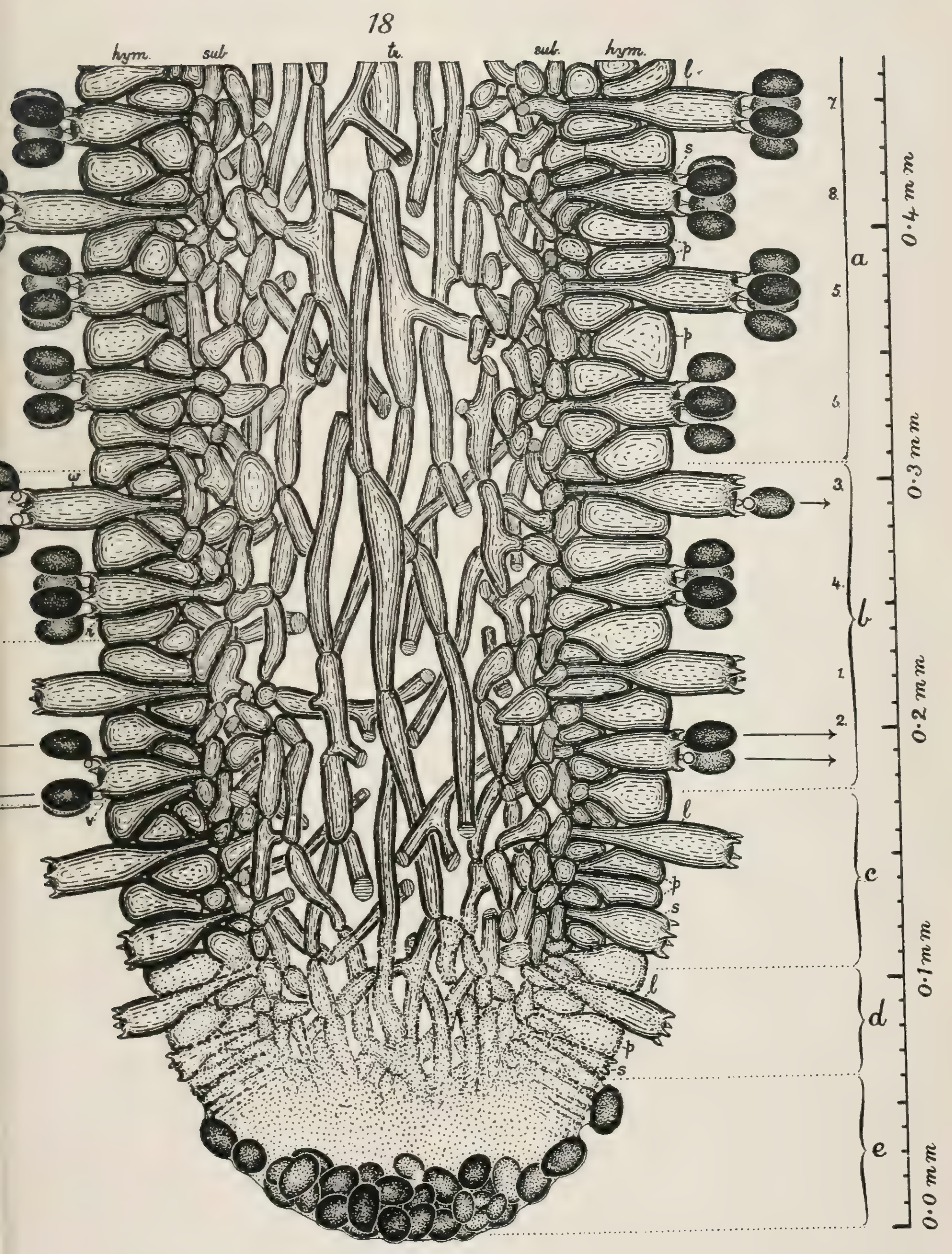

5
6
o
p
7
16
8
10
11
13
12







A. H. R. Buller del.



Photolith. E. Laue Berlin.

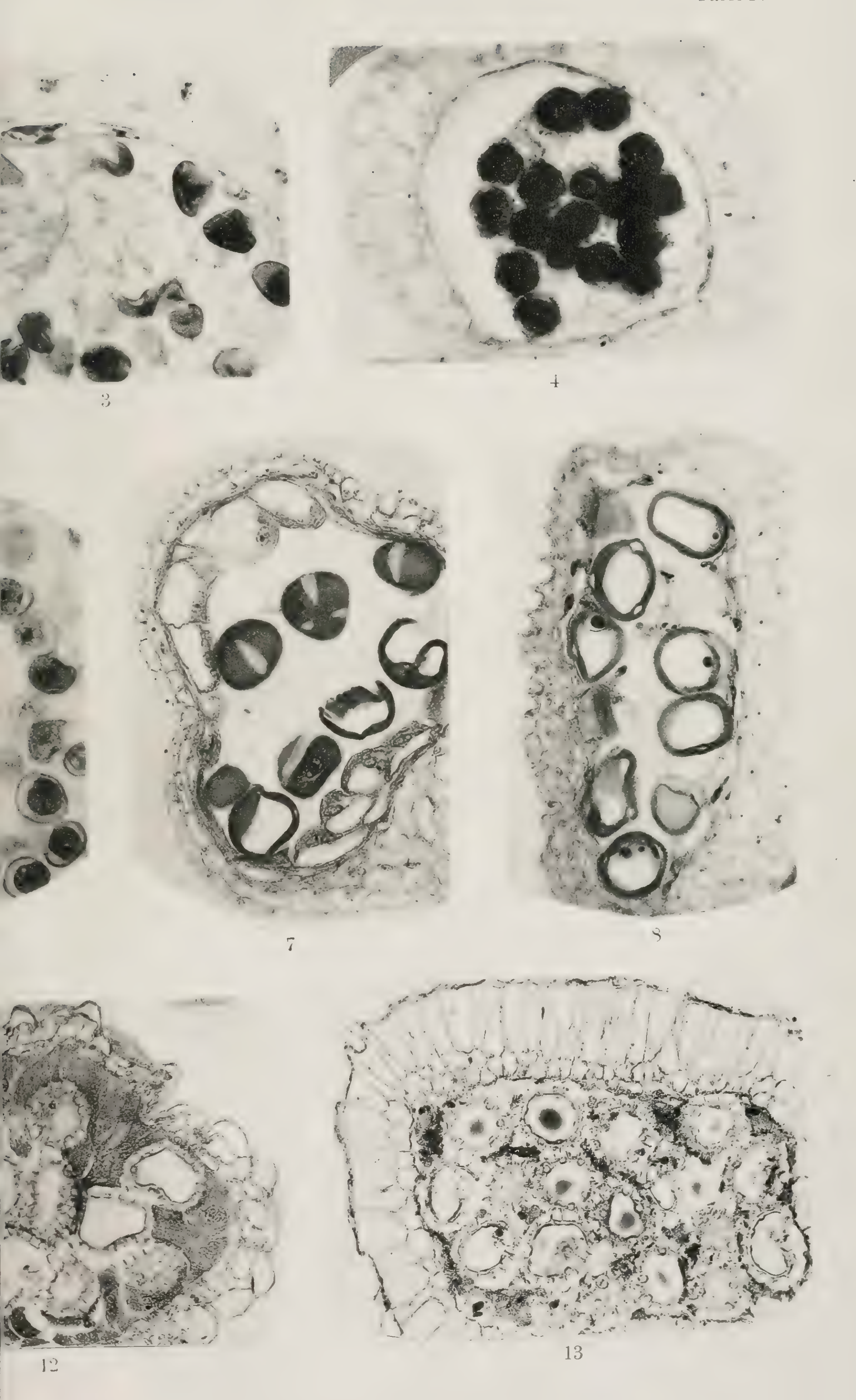




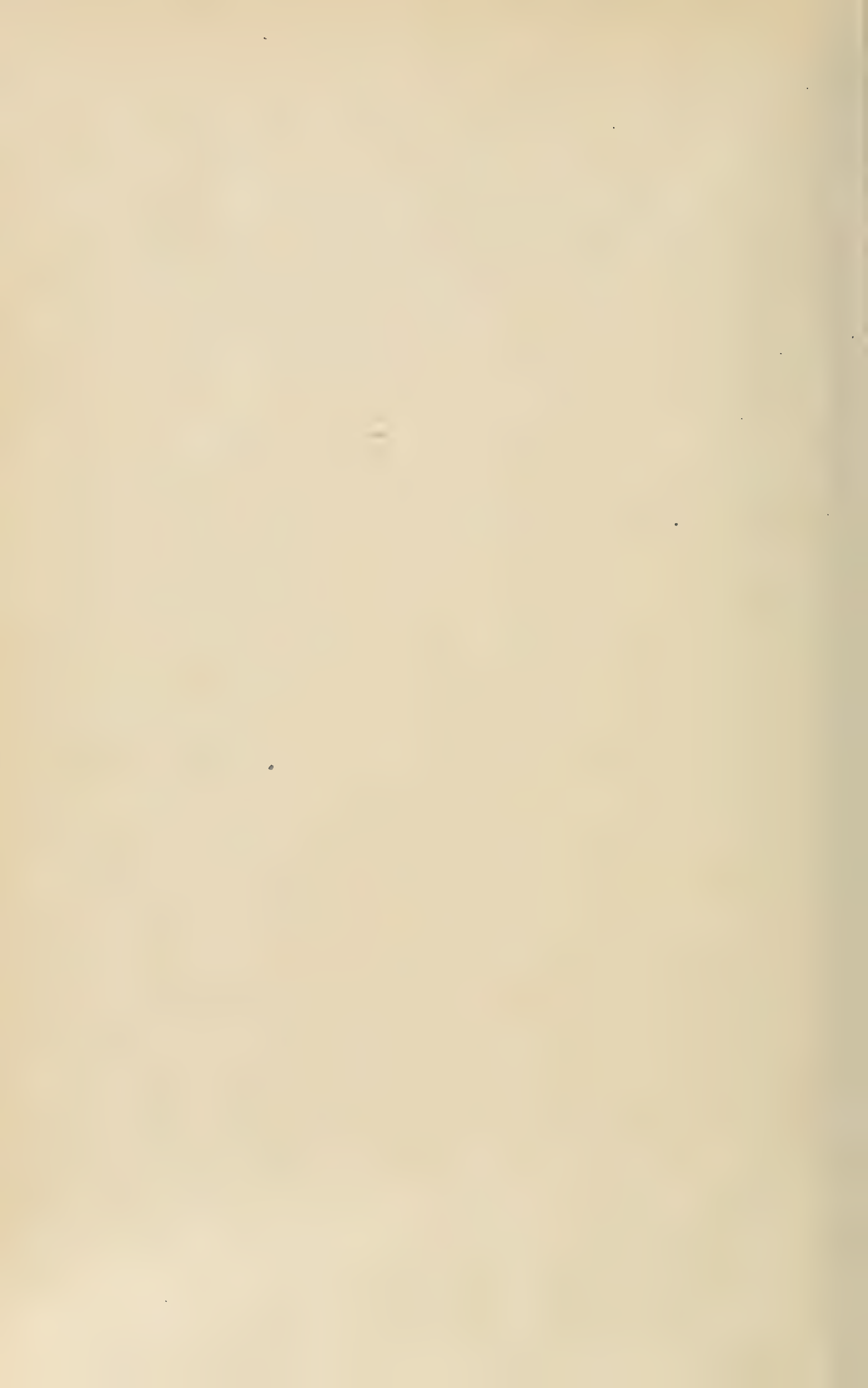


O. Juel phot.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.



3 4 7 8 12 13

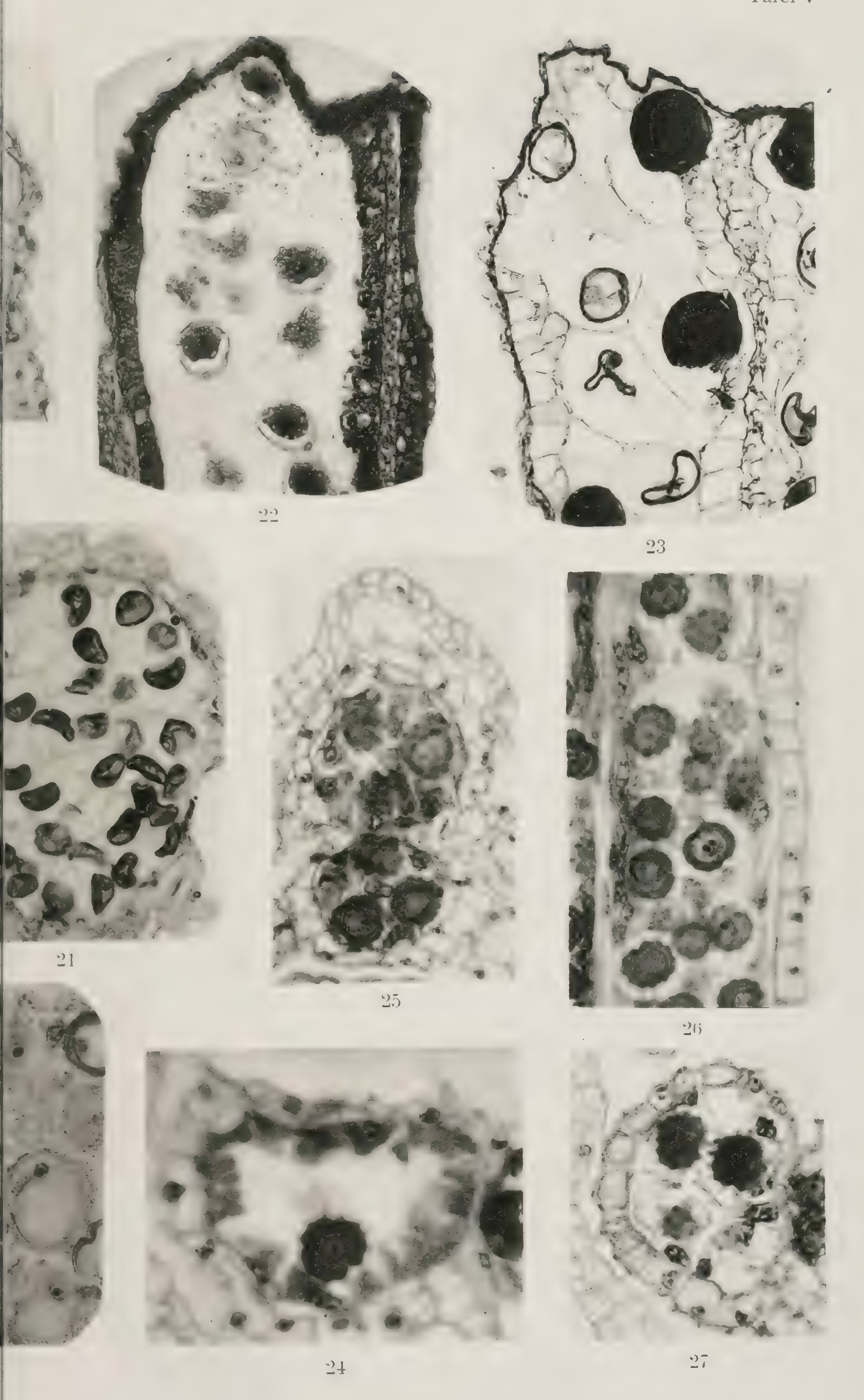






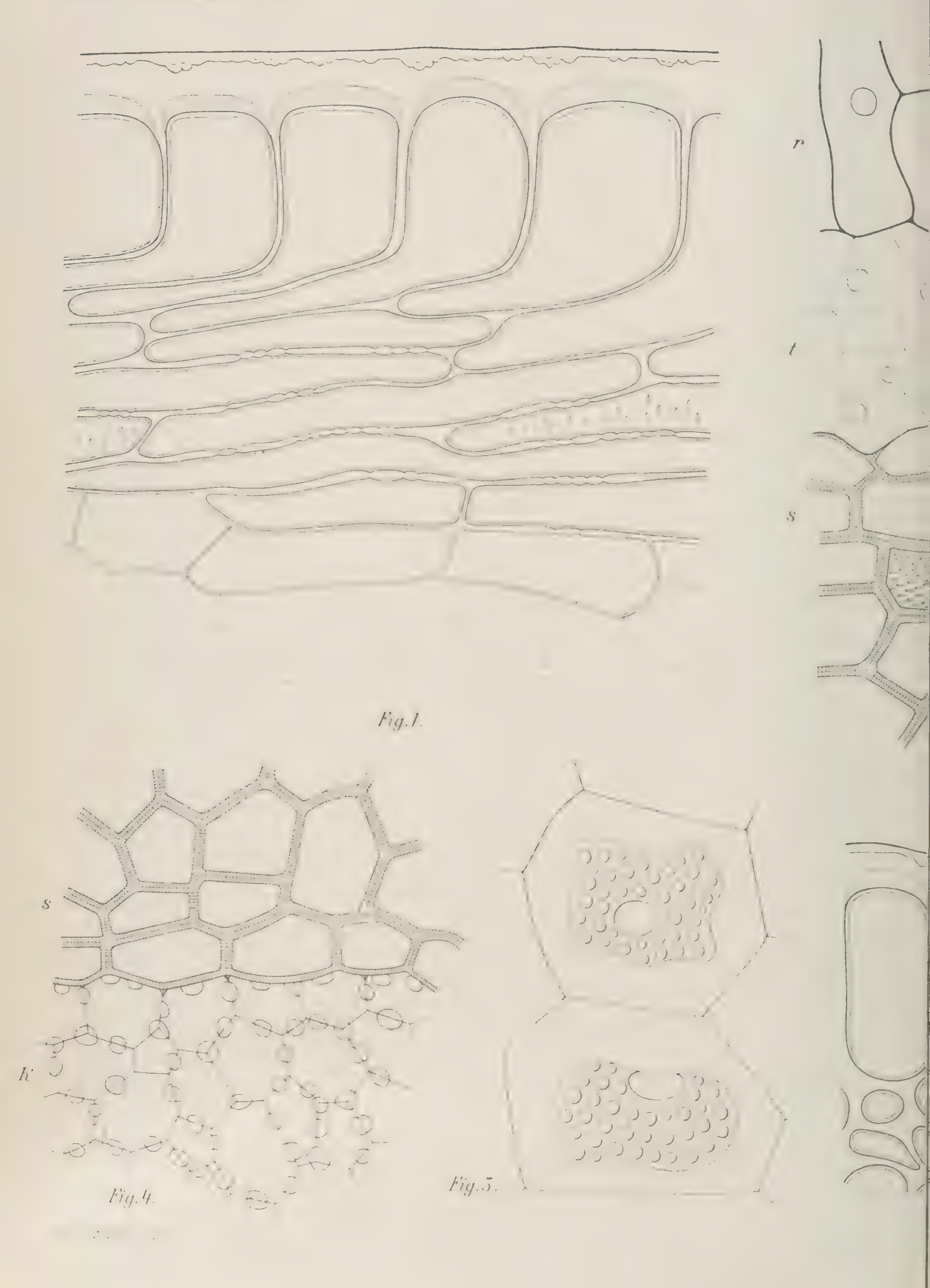
O. Juel phot.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.


22
23
21
25
26
24
27






r
t
s
s
h
Fig. 1.
Fig. 4.
Fig. 5.

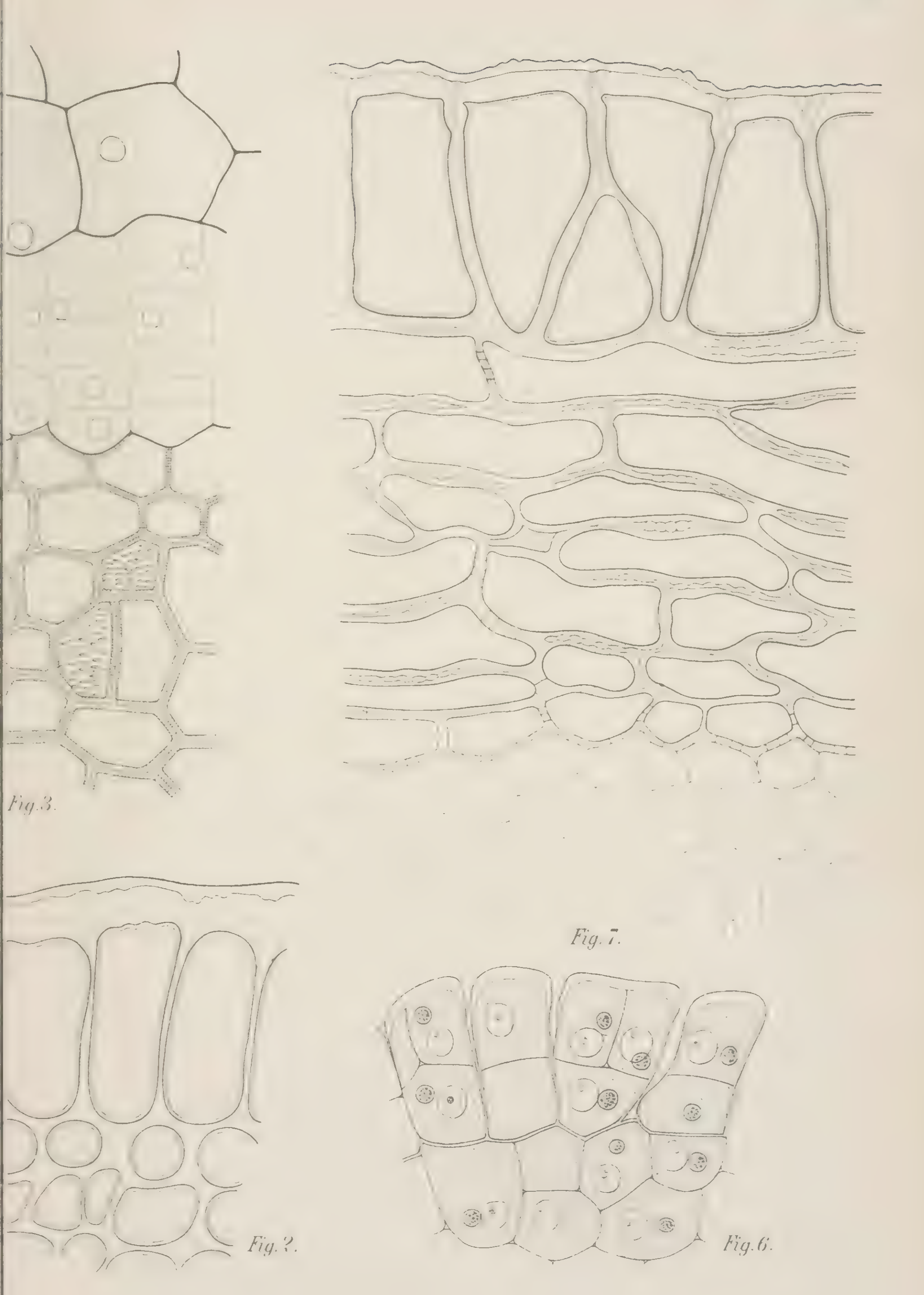

Fig. 3.
Fig. 7.
Fig. 2.
Fig. 6.



Fig. 10.

s

k

Fig. 9.

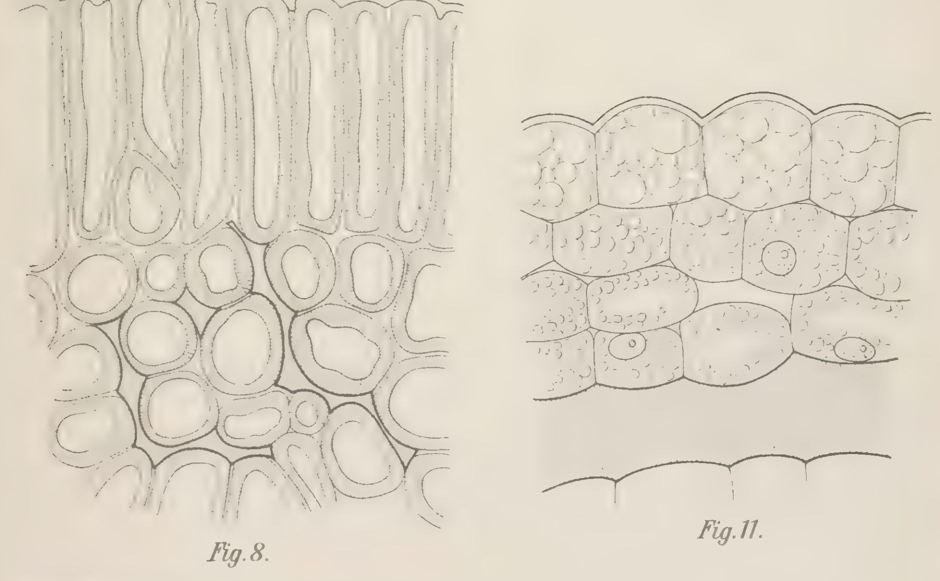


Fig. 8.

Fig. 11.





Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

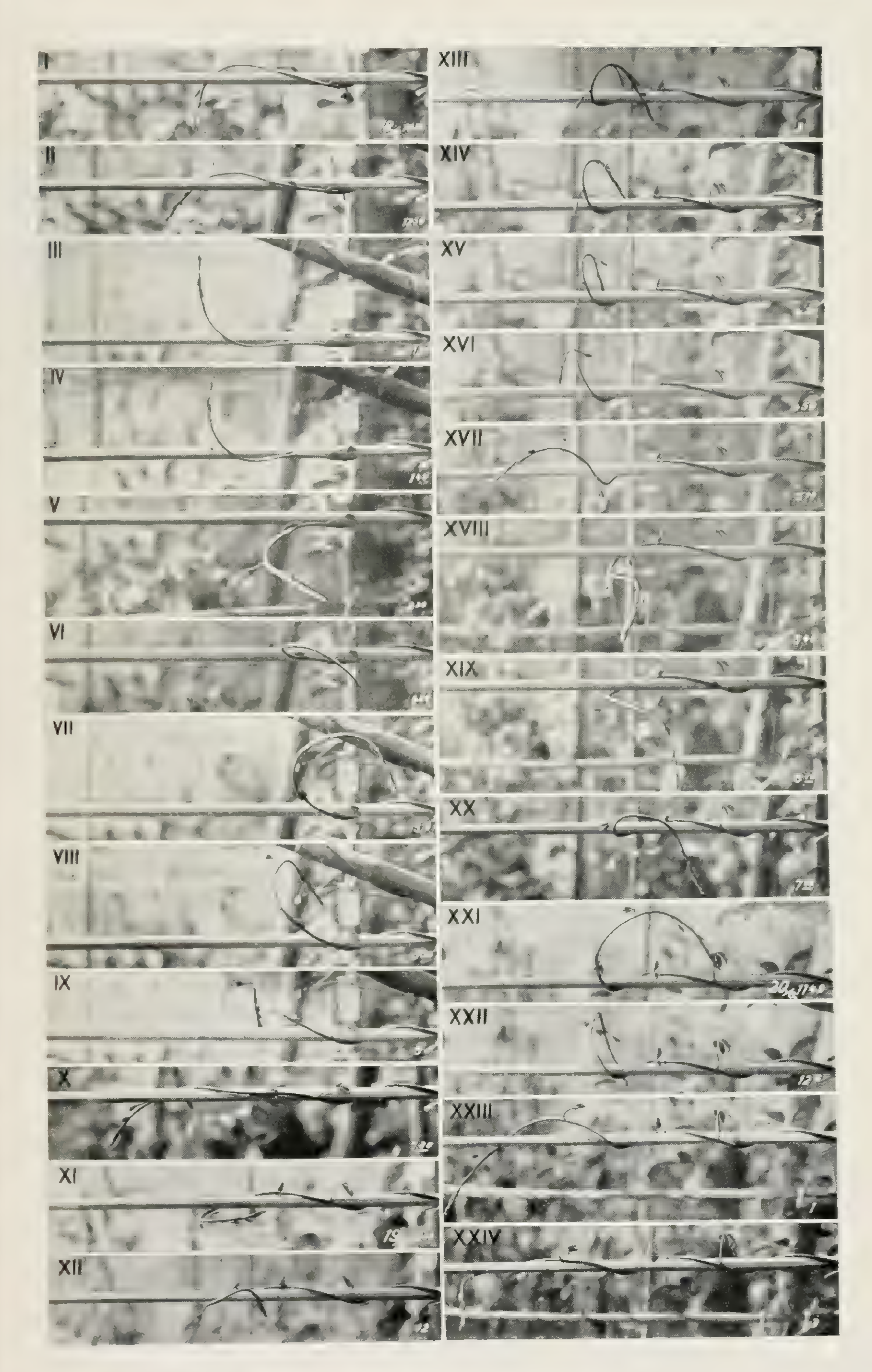





1
2
5
6
9
10
1


3
4
7
8
12
13
14





Vom Verf. photographiert.







